

# **Sekundäre Bergregenwälder in Südecuador:**

**Der Einfluss der Art der Störung auf das Spektrum der  
Pflanzenarten und die Waldstruktur, eine  
vegetationskundliche Analyse.**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften

an der Universität Bayreuth

vorgelegt von

Dipl.- Biol. Juan Alfredo Martínez Jerves

Aus Cuenca, Ecuador

Bayreuth, Januar 2007

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth genehmigten Promotionsschrift zur Erlangung des akademischen Grades Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.).

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zeit von Oktober 2001 bis Januar 2007 am Lehrstuhl für Pflanzenphysiologie der Universität Bayreuth unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Erwin Beck angefertigt.

Das Rigorosum fand am: 24. Mai 2007

Der Prüfungsausschuss bestand aus:

Prof. Dr. Erwin Beck	(Erstgutachter)
Prof. Dr. Carl Beierkuhnlein	(Zweitgutachter)
Prof. Dr. Ingolf Steffan-Dewenter	(Vorsitz)
Prof. Dr. Sigrid Liede-Schumann	
Prof. Dr. John Tenhunen	

## Inhaltsangabe

<b>1. Einleitung.....</b>	<b>1</b>
1.1. Die Bedeutung der Sekundärwälder .....	3
1.2. Sekundärwälder und Primärwälder.....	4
1.3. Methodische Probleme der Untersuchung des sekundären tropischen Bergregenwaldes .....	7
<b>2. Geografische Lage .....</b>	<b>12</b>
2.1. Ecuador im Kontext der globalen Biodiversität.....	12
2.2. Geografie.....	13
2.3. Das Untersuchungsgebiet.....	15
2.3.1. Geologie und Böden.....	16
2.3.2. Klima .....	17
2.3.3. Vegetation.....	20
2.4. Die Geschichte des Waldes in der RBSF.....	22
2.5. Regionale und lokale Probleme.....	25
<b>3. Material und Methoden .....</b>	<b>29</b>
3.1. Geländearbeiten.....	29
3.2. Die Plots .....	29
3.2.1. Auswahl und örtliche Festlegung .....	29
3.2.2. Abschätzung des Alters der Wälder .....	30
3.2.3. Die Anlage der Plots.....	40
3.3. Vegetationsanalyse .....	43
3.3.1. Struktur und Stratifikation der Vegetation.....	43
3.4. Vegetationsprofile .....	43

3.5.	Die Vegetationsaufnahme: $\alpha$ -Diversität und Deckungsgrad.....	44
3.6.	Relative Dominanz und Relative Häufigkeit .....	45
3.7.	Pflanzenmaterial .....	46
3.7.1.	Probensammlung.....	46
3.7.2.	Bearbeitung der gesammelten Exemplare .....	46
3.8.	Bestimmung der Arten .....	47
3.9.	Datenverarbeitung und statistische Auswertung.....	47
3.10.	Datenauswertung .....	48
3.11.	Alphadiversität und Parzellengröße.....	49
3.12.	Die Beziehung der Diversität zu anderen ökologischen Parametern .....	50
3.13.	$\beta$ -Diversität .....	51
3.14.	Visualisierung der $\beta$ -Diversität .....	52
<b>4.</b>	<b>Ergebnisse .....</b>	<b>53</b>
4.1.	Die Biodiversität der Sekundärwälder Floristische Zusammensetzung:...	56
4.1.1.	Alpha-Diversität und Lebensformen in den 7 Sekundärwäldchen ...	56
4.1.2.	Der Einfluss der Art der Störung auf die Biodiversität der Gefäßpflanzen Floristische Charakterisierung der Sekundärwälder nach Störungstyp. ....	63
4.1.2.1.	Sekundärwald auf einem Murgang .....	63
4.1.2.2.	Sekundärwälder auf Brandflächen .....	66
4.1.2.3.	Sekundärwald auf mechanisch gerodeten Flächen .....	71
4.2.	Vergleich der Plots .....	82
4.2.1.	Das Verhältnis von Artenzahl und Fläche .....	82
4.2.2.	Artenvielfalt in den Plots und ihren Parzellen.....	83
4.2.3.	Artendiversität und Sukzession .....	90
4.3.	Beziehung zwischen den verschiedenen Diversitätsebenen.....	93

4.4.	Die $\beta$ -Diversität der Parzellen und Plots.....	96
4.4.1.	Ähnlichkeit und Heterogenität der Parzellen .....	98
4.5.	Die Struktur der Sekundärwälder.....	112
4.5.1.	Relative Dominanz und relative Häufigkeit.....	112
<b>5.</b>	<b>Diskussion .....</b>	<b>117</b>
5.1.	Pflanzliche Biodiversität und Lebensformen im tropischen Bergregenwald 117	
5.2.	Die Arten-Areal-Relation.....	119
5.3.	Artendiversität und -zusammensetzung in der Sukzessionssequenz .....	120
5.3.1.	Artendiversität .....	120
5.3.2.	Floristische Zusammensetzung; $\beta$ -Diversität .....	124
5.4.	Sukzessionsstadien.....	127
5.5.	Störungstyp .....	128
5.5.1.	Antropogene Störungen: .....	129
5.5.1.1.	Feuer .....	129
5.5.1.2.	Rodung mit mechanischen Mitteln.....	130
5.5.2.	“Natürliche“ Störungen.....	131
5.5.2.1.	Erdrutsche.....	131
5.6.	Die Beziehungen zwischen der $\alpha$ - und der $\beta$ -Diversität.....	132
5.7.	Ähnlichkeit zwischen Plots und Parzellen .....	133
5.8.	Die Heterogenität der Sekundärwälder .....	134
5.9.	Struktur .....	137
<b>6.</b>	<b>Zusammenfassung .....</b>	<b>139</b>
6.1.	Zusammenfassung .....	139
6.2.	Resumen.....	144
6.3.	Summary .....	148

---

<b>7. Literatur .....</b>	<b>152</b>
<b>Danksagung .....</b>	<b>159</b>
<b>Anhang (Anhang 1. Artenliste).....</b>	<b>161</b>

## Liste der Abbildungen

<b>Abb. 1:</b> Die politische Aufteilung Südamerikas mit der Lage Ecuadors.....	<b>12</b>
<b>Abb. 2:</b> Diversität von Pflanzen- und Tierarten in Ecuador.....	<b>13</b>
<b>Abb. 3:</b> Topografische Karte von Ecuador (links) und geografische Lage des Untersuchungsgebiets (rechts).....	<b>14</b>
<b>Abb. 4:</b> Klimadiagramme von drei meteorologischen Stationen mit Monatsmittelwerten über die Jahre 1998-2002.....	<b>19</b>
<b>Abb. 5:</b> Sekundärwaldentwicklung von 1962 bis 2003 im Untersuchungsgebiet der RBSF und auf den untersuchten Flächen der benachbarten Fincas im oberen Tal des Rio San Francisco.....	<b>34</b>
<b>Abb. 6:</b> Lage der Plots F1, F2 und D5, die sich nach Bränden, bzw einem Murgang auf den Flächen der Fincas am Nordhang des San Francisco-Tals entwickelt haben.....	<b>39</b>
<b>Abb. 7:</b> Übersicht über die einzelnen Plots und ihre Aufteilung in Parzellen.....	<b>41</b>
<b>Abb. 8:</b> Luftbildausschnitt des Untersuchungsgebiets, in dem die Lage der 7 Sekundärwäldchen (Plots) markiert ist.....	<b>55</b>
<b>Abb. 9:</b> Zusammensetzung des Artenspektrums von Gefäßpflanzen in den 7 untersuchten Sekundärwäldern.....	<b>56</b>
<b>Abb. 10:</b> Die hinsichtlich der Artendiversität der einzelnen Plots wichtigsten Pflanzenfamilien.....	<b>58</b>
<b>Abb. 11:</b> Die pflanzliche Diversität der 7 Sekundärwäldchen, ausgedrückt als Artenzahl pro Familie bzw. Gattung.....	<b>58</b>
<b>Abb. 12:</b> Verteilung der Gefäßpflanzen-Arten auf die 7 untersuchten Plots.....	<b>59</b>
<b>Abb. 13:</b> Relative Häufigkeit (Kreise) und relative Dominanz (Säulen) der 3 ersten Arten von: a) Bäumen, b) Sträuchern, c) Kräutern und d) Lianen, in den Untersuchungsplots.....	<b>61</b>
<b>Abb. 14:</b> Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen Transekts im Plot D5.....	<b>65</b>

<b>Abb. 15:</b> Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen Transekts im Plot F1.....	68
<b>Abb. 16:</b> Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen horizontalen Transekts im Plot F2.....	70
<b>Abb. 17:</b> Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen vertikalen Transekts im Plot C1.....	73
<b>Abb. 18:</b> Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen vertikalen Transekts im Plot C2.....	75
<b>Abb. 19:</b> Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen vertikalen Transekts im Plot C3.....	78
<b>Abb. 20:</b> Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen vertikalen Transekts im Plot C4.....	81
<b>Abb. 21:</b> Arten-Arealkurve der untersuchten Plots.....	82
<b>Abb. 22:</b> Die Arten-Areal-Beziehungen der 7 Plots.....	83
<b>Abb. 23:</b> Gesamtartenzahlen der Plots, die nach Störungstyp und Alter angeordnet wurden.....	84
<b>Abb. 24:</b> Artenzusammensetzung, gegliedert nach Lebensformen in den in den einzelnen Plots.....	85
<b>Abb. 25:</b> Mittlere Artendiversität/Parzelle der sieben Plots.....	87
<b>Abb. 26:</b> Zweidimensionale ISOMAP Darstellung der $\alpha$ - und $\beta$ - Diversität der Parzellen und de Plots.....	87
<b>Abb. 27:</b> Artendiversität pro Parzelle, geordnet nach den 4 pflanzlichen Lebensformen.....	89
<b>Abb. 28:</b> Verhältnis der Artenzahl auf der Standardfläche von 1425m <sup>2</sup> zur Artenzahl der jeweiligen Gesamtfläche der einzelnen Plots.....	90
<b>Abb. 29:</b> Zusammenhang zwischen der auf eine Fläche von 1425m <sup>2</sup> normierten Artenzahl der sieben Sekundärwäldchen und ihrem Mindestalter.....	91



<b>Abb. 30:</b> Zusammenhang zwischen der auf eine Fläche von 1425m <sup>2</sup> normierten Artenzahlen der einzelnen pflanzlichen Lebensformen in den sieben Sekundärwäldchen und ihrem Mindestalter.....	<b>92</b>
<b>Abb. 31:</b> Beziehung zwischen dem Artenreichtum der Parzellen und der Plots.....	<b>93</b>
<b>Abb. 32:</b> Durchschnittliche Artenzahl (Median) der einzelnen Lebensformen in dem Parzellen der 7 Plots.....	<b>94</b>
<b>Abb. 33:</b> Häufigkeit und Verteilung der Arten der einzelnen Plots im Bezug zu ihrem Braun-Blanquet-Deckungsgrad.....	<b>95</b>
<b>Abb. 34:</b> ISOMAP-Grafik in zweidimensionaler Darstellung mit einer vorgegebenen Verknüpfungszahl (k=11) zwischen den Parzellen.....	<b>96</b>
<b>Abb. 35:</b> Dreidimensionale ISOMAP-Darstellung mit einer vorgegebenen Verknüpfungszahl von k=11 zwischen den Parzellen.....	<b>98</b>
<b>Abb. 36:</b> Die Ähnlichkeit bzw. Heterogenität der Parzellen der einzelnen Plots nach dem SoerensenIndex.....	<b>99</b>
<b>Abb. 37:</b> Beziehung zwischen der Ähnlichkeit des Artenmusters der Parzellen (interne $\beta$ -Diversität) und der Anzahl der Arten in den Parzellen der 7 untersuchten Sekundärwälder.....	<b>102</b>
<b>Abb. 38:</b> Beziehung zwischen der Ähnlichkeit des Artenmusters der Parzellen (interne $\beta$ -Diversität) und der gegenseitigen Entfernung der Parzellen der 7 untersuchten Sekundärwälder.....	<b>103</b>
<b>Abb. 39:</b> a) Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung der einzelnen Parzellen zu der der jeweiligen Bezugsparzelle für die 7 untersuchten Plots. b) Ähnlichkeitsverhältnisse der benachbarten Parzellen in den untersuchten Plots.....	<b>104</b>
<b>Abb. 40:</b> Die Vegetation der 7 untersuchten Plots, dargestellt als Ähnlichkeitsdiagramme der Artendiversität ( $\beta$ -Diversität) der Parzellen.....	<b>105</b>
<b>Abb. 41:</b> Relative Dominanz der einzelnen pflanzlichen Lebensformen in Abhängigkeit vom Alter der untersuchten Sekundärwälder.....	<b>113</b>
<b>Abb. 42:</b> Relative Häufigkeit der einzelnen pflanzlichen Lebensformen in Abhängigkeit vom Alter der Sekundärwälder.....	<b>113</b>

<b>Abb. 43:</b> Relative Dominanz und relative Häufigkeit der vier pflanzlichen Lebensformen in den 7 Sekundärwäldern.....	<b>115</b>
<b>Abb. 44:</b> Der Einfluß der Baumschicht (gemessen als Deckungsgrad) auf die Entwicklung der Sträucher, krautigen Pflanzen und Lianen.....	<b>116</b>

## Liste der Tabellen

**Tabelle. 1:** Charakterisierung der untersuchten Sekundärwälder in der RBSF und auf den privaten Nachbarfincas .....32

**Tabelle.2:**Braun Blanquet Skala.....44

**Tabelle. 3:** Floristische Diversität der den vier Lebensformen zugeordneten Pflanzen der 7 Sekundärwälder..... 57



## 1. Einleitung

Die Bergregenwälder wie auch andere Landschaften Ecuadors werden allgemein als Zentren höchster Biodiversität weltweit betrachtet, die jedoch zahlreichen natürlichen und anthropogenen Störungen von unterschiedlicher Dauer, Intensität und Häufigkeit ausgesetzt sind. Die tropischen Bergregenwälder sind von Natur aus und aufgrund der topografischen Vielfalt einer starken Dynamik unterworfen, da zur natürlichen „Gap-Dynamik“ noch die Störung durch Erdrutsche hinzukommt. Gleichzeitig dehnen sich Umfang und Vielfältigkeit menschlicher Aktivitäten immer weiter auch auf Gebiete aus, die früher als unzugänglich galten. Nach Auffassung einiger Autoren, wie z.B. Whitmore and Burslem (1998) sollten die heutigen anthropogenen Störungen der tropischen Wälder als eine Verstärkung der natürlichen Dynamik dieser Wälder betrachtet werden.

Die angesprochenen anthropogenen Störungen sind keineswegs isolierte Ereignisse etwa seit der Kolonialzeit; vielmehr sind sie untrennbar mit der Siedlungstätigkeit des Menschen in den tropischen Regionen verbunden (Gómez-Pompa and Kaus 1999). Seit dem ersten Vordringen des Menschen sind große Areale von Primärwäldern verschwunden oder zu Sekundärwäldern geworden.

Hauptgrund für Abholzung war die Umwandlung des Naturwaldes in ökonomisch produktiven Flächen wie Viehweiden, Äcker, Forste und andere Nutzflächen. Leider nimmt die fortschreitende anthropogene Nutzung keine Rücksicht auf die Erhaltung der Biodiversität. So rechnet man, dass in Ecuador von 1970 bis 1995 ungefähr 4'675 000 ha Naturwälder verloren gegangen sind, mit einer für den Zeitraum 1990 bis 2000 geschätzten jährlichen Durchschnittsrate von 137 000 ha (FAO 2005). Der letzte offizielle Bericht des Instituto Ecuatoriano Forestal

de Areas Naturales y Vida Silvestre(INEFAN) gibt für die letzten 30 Jahre eine durchschnittliche jährliche Abholzungsrate von 106 000 ha an (INEFAN 1995). Die am meisten betroffenen Regionen sind die Küsten und die Gebirge wo mehr als 90% des ursprünglichen Waldes gerodet wurden, während im „Oriente“ bis jetzt etwa 30% der ursprünglichen Wälder abgeholzt wurden (Sierra 1996). Diese Zahlen platzieren Ecuador unter die 20 Ländern mit den höchsten Abholzungsraten weltweit.

Neuere Untersuchungen zeigen, dass sich die indigene Waldfläche des Landes auf 11.5 Millionen ha beläuft (FAO-INEFAN 1995, MAE 2000, FAO 2005) von denen 4 Millionen ha als Sekundärwälder bzw. Buschwerk einzuordnen sind (ITTO 2006).

Wenn die Wirtschaftlichkeit der Produktionsflächen (Weiden, Äcker und Flächen mit forstwirtschaftlicher Nutzung, z.B. *Eucalyptus*-Plantagen) absinkt, werden diese meist umgehend verlassen. Dann beginnen die natürlichen Regenerationsprozesse der Vegetation, die im günstigen Fall zum Anwachsen des Bestands an Sekundärwäldern führt (Guariguata and Ostertag 2001). Zur Sicherung der Existenz der Landbewohner beginnt dann der Rodungszyklus von Neuem und neue Flächen von Naturwald werden in Weiden und Ackerland verwandelt, oder durch Plantagenwirtschaft zur Holzgewinnung genutzt. Ein Beispiel dieser Landnutzung findet man in den östlichen Ausläufern der Cordillera Real in Südecuador, wo ausgedehnte früher als Weiden genutzte Flächen nun vom Adlerfarn (*Pteridium arachnoideum*) überwuchert sind. Da diese Flächen nicht mehr genutzt werden können, werden sie verlassen und neue Rodungen werden in den Wald hineingetrieben (Hartig and Beck. 2003).

Tropische Naturwälder, die wegen ihrer strukturellen Eigenschaften und floristischen Zusammensetzung eine unersetzliche Biodiversität aufweisen, sind so einem vielfältigen Spektrum menschlicher Einflüsse ausgeliefert. Es entwickelt sich eine Sekundärvegetation mit für die einzelnen Sukzessionsstadien charakteristischen Erscheinungsbildern, geprägt von einer großen Zahl von Pionierarten, die verschiedenen pflanzlichen Lebensformen angehören.

### **1.1. Die Bedeutung der Sekundärwälder**

Die Abholzung der Tropenwälder hat nicht nur dramatische potenzielle Wirkungen im Hinblick auf den Verlust der genetischen Vielfalt (Myers 1979), sondern auch auf die Veränderung der biogeochemischen Kreisläufe und der ökologischen „Dienste“ der Ökosysteme (Ewel et al. 1981). Die Regeneration einer quasi-natürlichen Vegetation hat also wichtige Implikationen für die Regulierung des Wasserkreislaufs, für die Nachhaltigkeit der landwirtschaftlichen Nutzung (Moran et al. 1996), für den Erosionsschutz und nicht zuletzt für der Assimilation und Homöostase des atmosphärischen Kohlendioxids (Fearnside and Guimaraes 1996). Ein Management, das zur Wiederbewaldung führt, würde also nicht zuletzt dem Treibhauseffekt entgegen wirken (Smith et al. 1997).

Eine herausragende Eigenschaft der Sekundärwälder ist ihr großer floristischer Reichtum ( $\alpha$ -Diversität) in allen Schichten, und die Vielfalt ihrer Typen ( $\beta$ -Diversität). Gleichzeitig stellen sie eine wichtige Samenbank dar, die den Erhalt der Arten sichert. Sie haben aber auch wegen der Dominanz der Pioniere die Fähigkeit, schnell Biomasse zu akkumulieren (Guariguata and Ostertag 2001).

Sekundärwälder haben auch nicht unerhebliche wirtschaftliche Bedeutung. Durch ihren Artenreichtum bieten sie weitere Möglichkeiten der Nutzung und des Verdienstes als die Primärwälder, vor allem was die „Non-Timber-Produkts“ betrifft, d.h. die wilden Früchte, die Heil- und Futterpflanzen, und sie bieten wegen ihrer Undurchdringlichkeit Schutz für Tiere. Trotz des hohen Anteils an Pionierbaumarten sind auch Standorte von Werthölzern.

Das Interesse an den Sekundärwäldern ist aufgrund der anwachsenden bereits wieder aufgegebenen landwirtschaftlichen Flächen in den letzten Jahrzehnten gewachsen (Martin et al. 2004). Landwirte und Viehzüchter wurden angehalten, freiwillig die Entwicklung von Sekundärwäldern zu fördern, um der forstlichen und Umweltleistungen willen (Moran et al. 1994). Dies wäre eine substanzielle Alternative zu Wiederaufforstungsprogrammen, die konzipiert wurden, um einige der wirtschaftlichen und ökologischen Leistungen der Primärwälder wiederherzustellen. Jedoch ist die Sekundärwald-Alternative eine schwere Aufgabe, die ein Umdenken und eine Änderung der Landnutzung seitens der Bauern und Viehhalter erfordert.

## **1.2. Sekundärwälder und Primärwälder**

Die verschiedenen Waldtypen der Reserva Biologica San Francisco (RBSF) am Oberlauf des Rio San Francisco sind pflanzensoziologisch von Bussmann (2002) und Homeier (2004) und hinsichtlich der Waldstrukturen von Paulsch (2001) klassifiziert und beschrieben worden. Aus diesen Arbeiten ergibt sich eine floristische und strukturelle Übersicht der Primär- und Sekundärwälder dieser Region.



Die Primärwälder, vor allem die der Schluchten haben in den tieferen Hanglagen der RBSF (1800-2000 m.ü.M.) eine Baumschicht deren Kronendach durchschnittlich eine Höhe von 25 bis 30 m erreicht. Die Stärke der Stämme liegt durchschnittlich bei 60 cm BHD. Überhälter können bis 40 m hoch werden, mit einem BHD von über 130 cm.

Die Mehrheit der Bäume sind dicht mit Epiphyten bedeckt und oft durch lianenhaften Bambus (*Chusquea* sp.) miteinander verbunden. Die ökonomisch wichtigste Baumart ist *Prumnopitys montana*, eine *Podocarpacee*, auch wenn großblättrige Arten wie *Cecropia* sp (*Cecropiaceae*), *Piper* sp (*Piperaceae*), *Guapira* sp (*Nyctaginaceae*), *Heliocarpus americanus* (*Tiliaceae*), *Inga* sp (*Caesalpinaceae*) sowie zahlreiche Arten der Familien *Solanaceae* und *Meliaceae* häufiger vorkommen. In der mittleren Baumschicht und der Strauchschicht ist die  $\alpha$ -Diversität der Baumarten größer, aber die durchschnittliche Höhe und der BHD sind deutlich geringer.

Die Primärwälder der Bergrücken unterscheiden sich bereits strukturell von denjenigen der Steilhänge und Schluchten. Die Bäume sind im allgemeinen niedriger (15-20 m hoch) und *Melastomataceen* und *Lauraceen* dominieren. Zu den wichtigsten Arten zählen *Miconia* cf *calophylla*, *Miconia punctata* und *Miconia theaezans* (*Melastomataceae*), *Alchornea pearcei* und *Hyeronima moritziana* (*Euphorbiaceae*), *Matayba inelebens* (*Sapindaceae*), *Myrsine coriacea* (*Myrsinaceae*), *Podocarpus oleifolius* (*Podocarpaceae*) und *Alzatea verticillata* (*Alzateaceae*).

Sekundärwälder zeigen, nicht nur im Gebiet der RBSF, unterschiedliche Störungintensitäten und Sukzessionsstadien. Die Unterschiede in Artenzusammensetzung und Struktur, zum ursprünglichen Wald sowie unter den

Sekundärwäldern unterschiedlichen Alters, sind sehr ausgeprägt (Saldarriaga et al. 1986, Saldarriaga et al. 1988, Brown and Lugo 1990, Finegan 1996, Guariguata and Ostertag 2001, Peña-Claros 2003). Junge Sekundärwälder besitzen meist eine geschlossene Vegetationsdecke, die 2 m Höhe selten überragt, und unter welcher ein ausgesprochenes Schwachlichtklima herrscht. Ausser Pionierarten findet man kaum Arten fortgeschrittener Stadien oder des Primärwaldes und die Baumschicht ist noch sehr unterentwickelt und überschreitet 5 m Höhe nicht. Es dominieren die pflanzlichen Lebensformen der Farne, Kräuter, junge Bäume (sowohl in der Strauchschicht als auch in der mittleren Baumschicht), Dornsträucher wie *Rubus floribundus* und Bambus der Gattung *Chusquea*. Über die Vertreter der letztgenannten Gattung gehen die Meinungen noch weit auseinander, sowohl hinsichtlich der Habitatpräferenz im Sekundärwald als auch über ihre Bedeutung für die Regeneration des Waldes auf entwaldeten Flächen. Paulsch (2001) beschreibt *Chusquea* sp als ein floristisches Element des Primärwaldes, während Bussmann (2002) findet, dass in *Chusquea* sp in den Erdrutschflächen bereits in den ersten Sukzessionsstadien vorhanden ist, aber keine Bedeutung für die Wiederbewaldung dieser Flächen hat. Ebenso wie Kessler (1999) in Bolivien hat auch Stern (1995) in Nordecuador diesem in den Sekundärwäldern besonders häufigen Element *Chusquea* eine grosse Bedeutung für den Aufwuchs junger Pflanzen attestiert, welches das Wachstum von Bäumen durch Erzeugung eines günstigen Mikroklimas fördert.

Aus floristischer Sicht gehören in diesen sehr frühen Sukzessionsstadien des Waldes die dominierenden Klimax-Pionierarten der Kraut- und Strauchschichten mit Vertretern der Genera: *Pteridium*, *Anthurium*, *Philodendron*, *Chusquea*, *Piper*, *Mikania*, *Ageratina*. Dies gilt auch für die Baumschicht mit Vertretern der Gattungen *Piptocoma*, *Viburnum*, *Isertia*, *Cyathea*, *Miconia*, *Inga* und *Saurauia* .

Unterschiede zwischen in der Entwicklung fortgeschrittenen Sekundär-Bergregenwäldern und den ursprünglichen Primärwäldern sind naturgemäß schwer auszumachen, da auch der Primärwald in seiner dynamischen Mosaikklimax alle möglichen Sukzessionsstadien, allerdings nur kleinräumig, enthält (Homeier 2004). Im Bergregenwald kommt zur Gap-Dynamik noch die Sukzession auf den hier sehr häufigen Erdrutschen hinzu, und all dies stark moduliert von der Vielfalt des Geländes und den damit verbundenen lokalen edaphischen und mikroklimatischen Gegebenheiten. Somit kann von einem einheitlichen Erscheinungsbild des Primärwaldes im Bereich des ecuadorianischen Bergregenwalds wohl keine Rede sein, und die Grenze zwischen dem ursprünglichen, dem Primärwald und dem reiferen Sekundärwald ist somit fließend.

### **1.3. Methodische Probleme der Untersuchung des sekundären tropischen Bergregenwaldes**

Im Gegensatz zur Sukzession der Sekundärvegetation im neotropischen Tiefland, die seit Jahrzehnten sehr intensiv studiert wird, sind die tropischen Bergwälder erst wenig erforscht. Auch in Ecuador wurde den Sekundärwäldern nur wenig wissenschaftliche Aufmerksamkeit zuteil, obwohl ihre Fläche rasant anwächst. Trotz ihres ökologischen und wirtschaftlichen Potenzials. existierten Studien über die floristische Zusammensetzung, Struktur und Dynamik dieser südecuadorianischen Wälder vor den Untersuchungen der deutschen Forschergruppe (Ohl 2000, Ohl and Bussmann 2004, Bussmann 2005, Lozano and Bussmann 2005) praktisch nicht. Wenige Jahre zuvor untersuchten Zahawi and Augspurger (1999) die Sukzession auf verlassenen Weideflächen im Nordosten Ecuadors, und Stern verfolgte (1995) die Sukzession auf Murgängen im Bergwald

Nordecuadors. Derartige Studien stützen sich üblicherweise auf unechte Zeitreihen. Dabei werden anhand von strukturellen, funktionellen oder anderen Eigenschaften für ein bestimmtes Sukzessionsstadium charakteristische Schlüsselarten oder Gruppen von Schlüsselarten identifiziert und als solche beschrieben. Anhand von strukturellen Parametern wie Stammfläche pro Hektar, Baumhöhe, Bestandsdichte und Biomasseakkumulation lassen sich Hinweise auf den Fortschritt der Sukzession der einzelnen Sekundärwälder gewinnen.

Funktionelle Parameter, die üblicherweise parallel gemessen werden, sind Elemente der Nährstoffkreisläufe, die unterirdischen und oberirdischen Kohlenstoffreserven, das primäre Produktionsnetz und die Veränderung des Lichtklimas während der Verjüngung des Waldes. Für den Vergleich zur Erkennung unterschiedlicher Sukzessionsstadien werden üblicherweise Bestandesdichte und Artenreichtum mit Diversitätsindices, z.B. Shannon und Simpson) herangezogen. Mit Hilfe der Rarefaktionstechniken wird die Wiedereinstellung von Arten während der sukzessionalen Stadien berechnet, um die Muster der Artenzusammensetzung zu bestimmen.

Eine auf die einzelnen Vegetationsschichten bezogene floristische Analyse ist jedoch unabdingbar, um die mit der Sukzession verbundenen Veränderungen zu erkennen und zu quantifizieren. Auf der Grundlage des Verständnisses der Sukzessionsabläufe lassen sich Vorhersagen über die zukünftigen Veränderungen, zumindest in der Artenzusammensetzung treffen (Peña-Claros 2003). So könnte z.B. die Artenzusammensetzung der Strauchschicht ein guter Hinweis auf die sich daraus entwickelnde Artenzusammensetzung der Baumschicht sein. Gleichzeitig könnte man Veränderungen in der Verteilung und der Vielfalt der verschiedenen Lebensformen oder funktionellen Gruppen der Pflanzen zur Erfassung bzw.,

Beurteilung der Regeneration eines Waldes heranziehen. Nach wie vor orientieren sich aber die waldökologischen Untersuchungen sowie die Studien des Waldmanagements ausschließlich an der Baumschicht

Im Süden Ecuadors haben die natürlichen Störungen und anthropogenen Zerstörungen des Waldes (Rodung mit mechanischen Mitteln und Feuer) ein sehr komplexes räumliches Mosaik entstehen lassen, in dem die Sukzessionsmuster der sich erholenden Vegetation im Sinne einer unechten Zeitreihe schwer zu ordnen und zu beschreiben sind. Dies umso mehr, wenn Störungen und Regeneration der Vegetation gleichzeitig stattfinden bzw. in ganz verschiedenen zeitlichen und räumlichen Skalen ablaufen (Chazdon 2003).

Besondere Schwierigkeiten bereiten den pflanzensoziologischen Untersuchungen die große Komplexität der Sekundärwälder und die daraus resultierende multiple Dimensionalität der Daten. Die Erkennung der den Vegetationsdaten zugrundeliegenden ökologischen Muster ist nur durch starke Reduktion der Dimensionen (z.B.  $\alpha$ -Diversität statt  $\beta$ -Diversität) möglich. Auf diese Weise kann man höher-dimensionale Vegetationsdaten mit nur wenigen Umweltparametern in Verbindung setzen. Das heißt, dass man wenige Variable mit der floristische Information korrelierte. Eine dieser Methoden ist das „Isometric Feature Mapping“ (ISOMAP, (Mahecha 2006).

Weitere Schwierigkeiten ergeben sich bei der vegetationskundlichen Untersuchung aus den kaum systematisierbaren Strukturen der Sekundärwälder. Die enorme Bestandsdichte und Heterogenität der Vegetation machen die Sekundärwälder fast undurchdringlich, was eine klassische Vegetationsanalyse ausgesprochen schwierig gestaltet.

Das große Ausmaß der unter störungsökologischen Gesichtspunkten zu analysierenden und zu beschreibenden Flächen Südecuadors, erfordert die Entwicklung von Methoden, mit denen man die aus Relevés gewonnenen Daten in normierbarer Weise zur Charakterisierung einer räumlich inhomogenen und einer starken Dynamik unterworfenen Vegetation verwenden kann. Der Schlüssel hierzu ergibt sich aus der Aufteilung der zu untersuchenden Flächen in Parzellen, deren  $\alpha$ - und  $\beta$ -Diversitäten erfasst und zueinander in Bezug gesetzt werden. Dies soll in der vorliegenden Arbeit am Beispiel 7 verschiedener sekundärer Formationen des tropischen Bergregenwalds versucht werden. (Kapitel 4.4). Die Grundlage der Analyse sind floristische Erhebungen, aus denen sich die  $\alpha$ - und  $\beta$ -Diversitäten ergeben. Die ökologische Relevanz dieser Daten erschließt sich aber erst, wenn die Pflanzen auch unter funktionellen Gesichtspunkten, d.h. hinsichtlich ihrer Lebensformen (Bäume, Sträucher, Lianen, Kräuter) bewertet werden. Dadurch erhofft man sich Hinweise nicht nur auf den Ablauf der Sukzession und das aktuelle Stadium, sondern auch auf die Art und vor allem auch die Häufigkeit der Störungen zu erhalten. Dazu müssen noch die folgende Fragen geklärt werden:

### **Phytodiversität**

- Welche Unterschiede zeigen sich in der Artenzusammensetzung von Sekundärwäldern verschiedener Sukzessionsstadien und welchen Einfluss auf die floristische Diversität hat die Art der Störung, die zum Entstehen der Sekundärwälder geführt hat?

### **Struktur**

- Lassen sich die verschiedenen Sukzessionsstadien und die unterschiedlichen Störungen auch an bestimmten strukturellen Parametern der Sekundärwälder erkennen?

**Muster räumlicher Verteilung**

- Läßt sich die Heterogenität der floritsischen Zusammensetzung von Sekundärwäldern durch bestimmte Muster der  $\alpha$ - und/oder  $\beta$ -Diversität beschreiben? und: Lassen sich solche Muster durch Parzellierung erkennen? Wie kann man Heterogenität quantifizieren und ordinieren?
- Kann man einzelne Sukzessionsstadien oder die Art der Störung an den Heterogenitätsmustern erkennen?

Um diese Fragen zu bearbeiten, wurden in der vorliegenden Studie die Phytodiversität und der strukturelle Aufbau von 7 kleineren Sekundärwäldern in der Reserva Biológica San Francisco eingehend untersucht. Dazu wurde:

- Eine phytosoziologische Inventur der Baum-, Strauch- und Krautschicht, sowie der Lianen der einzelnen Sekundärwälder durchgeführt, wobei die ca 2000 m<sup>2</sup> großen Wäldchen in 5 x 5 m große Parzellen aufgeteilt und die Pflanzendecke jeder Parzellen nach der Methode von Mueller-Dombois und Ellenberg analysiert wurde.
- Die Struktur oder Physiognomie der 7 Sekundärwälder anhand von Vegetationsprofilen maßstabsgetreu aufgenommen und zeichnerisch und photographisch dargestellt.
- Versucht, die Geschichte der Sekundärwälder anhand von Luftaufnahmen nachzuvollziehen.

Die räumlichen Muster der Vegetation anhand des Subquadranten-Systems visuell dargestellt.

## 2. Geografische Lage

### 2.1. Ecuador im Kontext der globalen Biodiversität



Abb. 1: Die politische Aufteilung Südamerikas mit der Lage Ecuadors.

Diese Arbeit befasst sich mit dem neotropischen Bergregenwald der östlichen Andenregion Südecuadors, einer Region, die nach der Klassifizierung von Walter und Breckle (1999) dem Zonobiom I (Äquatorialen Humid Tropischen) zuzuordnen ist. Trotz seiner verhältnismäßig geringen Größe weist Ecuador eine der höchsten Pflanzen- und Tierartenvielfalt (Abb. 2) auf und gehört damit zu den 17 megadiversen Ländern der Erde (Mittermaier et al. 1999). In Ecuador liegen drei der weltweit prioritären Naturschutzgebiete, der sog. „Hotspots“: die feuchten bis sehr feuchten tropischen Wälder (0 – 300m.ü.N.N) der Küstenregion, die tropischen Wälder Amazoniens und die Wälder an den Flanken der andinen Gebirgsketten.

Hinsichtlich der Biodiversität wird die nördliche Andenregion, zu der auch Ecuador zählt, mit ihren 20000 Arten endemischer Gefäßpflanzen und 1576 endemischer Wirbeltierarten hoch eingeschätzt, aber unterschiedlich bewertet worden: Ohne Zweifel gehört sie, zumindest aus pflanzenwissenschaftlicher Sicht



zu den „top global hotspots“, unabhängig davon, ob sie nun die Nummer 2 im „Hotspot-Ranking“ ist, oder nicht (Myers et al. 2000, Brummit 2003).

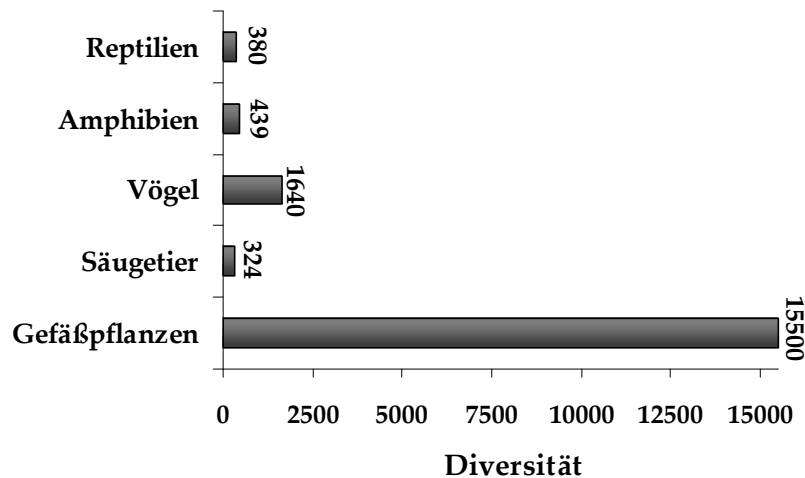


Abb. 2: Diversität von Pflanzen- und Tierarten in Ecuador (Mittermaier et al. 1999, Santander and Muñoz 2004, Bustamente et al. 2005).

## 2.2. Geografie

Ecuador liegt mit nur 0,2% der Erdoberfläche in der westlichen Hemisphäre zu beiden Seiten des Äquators im Nordwesten Südamerikas (Abb. 1) Zwei deutlich markierte Gebirgszüge der Anden, die Cordillera Occidental und die Cordillera Oriental oder Cordillera Real, streichen in Nordsüd Richtung durch das Land und unterteilen es in vier große Regionen mit unterschiedlichen klimatischen, geologischen, topografischen und geografischen Eigenschaften: die Pazifikküste oder Costa (0 bis 1000m.ü.N.N), die Anden oder Sierra (1000 - >5000m.ü.N.N), Amazonien oder den Oriente im Osten der Anden (<1000m.ü.N.N) und die Galapagos Inseln im Pazifischen Ozean 1000 km westlich des Kontinents (Abb. 3).

Die Vielfalt der Landschaften und ökologischen Verhältnisse findet ihren Ausdruck in der Vielfalt der Pflanzenwelt und der Vegetationstypen, die wiederum, wie oben ausgeführt, das Land zu einem der globalen Biodiversitätszentren unseres Planeten machen.

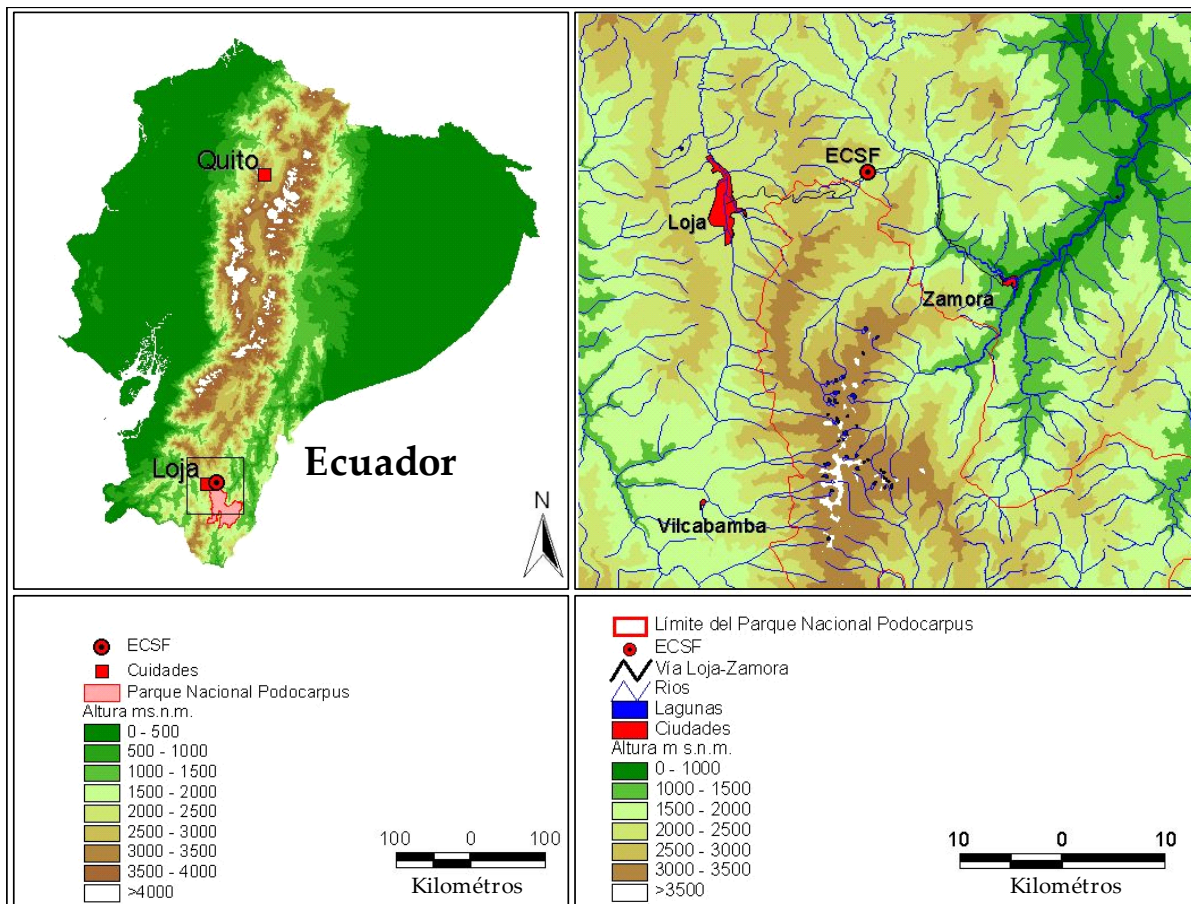


Abb. 3: Topografische Karte von Ecuador (links) und geografische Lage des Untersuchungsgebiets (rechts). ECSF: Estación Científica San Francisco). Quellen: ESRI, IGM.

### 2.3. Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt am Oberlauf des Rio San Francisco, in 4° 00 südl. B. und 79° 05' westl. L, ca. 2000m.ü.N.N. Der Rio San Francisco entwässert ein steil eingeschnittenes Hochtal im Oberlauf des Rio Zamora, und ist somit Teil des amazonischen hydrografischen Systems. Es gehört zu den nördlichen Ausläufern des „El Consuelo“ Gebirgszugs an der äußeren Flanke der Cordillera Real. Untersucht wurden einzelne Sekundärwälder, die verschiedene Sukzessionsstadien darstellen und auf anthropogene wie auch natürliche Störungen zurückgehen. Die flächenmäßig kleinen Wälder liegen zum einen auf der Südseite des San Francisco Tales im Bereich der Reserva Biológica San Francisco, die im Besitz der Stiftung Naturaleza y Cultura Internacional (NCI, mit Sitz in San Diego (Californien) und Loja) ist. Zum anderen wurden Sekundärwälder auf der Nordseite des Tales untersucht, die auf benachbarten Privatgrundstücken liegen.

Politisch gehört das Untersuchungsgebiet zur Provinz Zamora-Chinchipe. Die Verbindung nach Loja, der Hauptstadt der gleichnamigen Provinz ist jedoch kürzer (ca. 30 km) als die zur Provinzhauptstadt Zamora (Abb. 3). Im Süden grenzt es an den Podocarpus Nationalpark, der sich über eine Höhendifferenz von gut zweieinhalbtausend Metern (1.000 bis 3.600m.ü.N.N.) erstreckt. Sein Areal von 146.280 ha trägt größtenteils ungestörte natürliche Vegetation (Madsen and Ollgaard 1993), die außerordentlich viele endemische Arten enthält (Borchsenius 1997, Valencia et al. 2000).

Die RBSF mit ca. 1000 ha (zum Zeitpunkt der Untersuchung) erstreckt sich über eine Höhendifferenz von 1300 Metern (von 1850 bis 3150m.ü.N.N) und besteht zum größten Teil aus Hochwald mit verschiedenen Höhenstufen vom feuchten

immergrünen Bergwald bis hinauf zum Strauchpáramo. Der größte, obere Teil der RBSF ist von Primärwald bedeckt, während die tieferen Lagen eine anthropogen bedingte Sekundärvegetation tragen, in der sich verschiedene Sukzessionsstadien unterscheiden lassen.

### **2.3.1. Geologie und Böden**

Das Bergsystem der südöstlichen Andenregion Südecuadors entstand Zuge der Orogenese der Cordillera Real. Es besteht vor allem aus präkambrischen Metamorphiten und kristallinen Schiefern aus der Kreidezeit und dem Tertiär (Hall 1977, Clapperton and Vera 1986). Sehr charakteristisch ist das Fehlen vulkanischer Aktivität und die geringe Vergletscherung der Berge während der Eiszeit. Es ist älter, komplexer und niedriger als der Norden der ecuadorianischen Anden, und überragt nur selten 4000m.ü. N.N. (Hall 1977, Feininger 1987).

Der Gebirgszug „El Consuelo“ in der östlichen Cordillera real besteht hauptsächlich aus paläozoischen Gesteinen der Chiguinda unit, die sich östlich von Loja erstreckt. Diese beinhaltet vor allem Phylliten, aber auch metamorphen Sandstein und Quarzite (Litherland et al. 1994). Das enge Hochtal des Rio San Francisco ist von tiefen Schluchten stark zerklüftet, wobei nur 2% der Hänge Neigungswinkel  $<10^\circ$  aufweisen, während die Mehrzahl der Hänge (57%) zwischen  $25^\circ$  und  $40^\circ$  steil sind. Fast ein Fünftel (19%) der Hänge sind steiler als  $40^\circ$ .

Nach Schrumpf et al. (2001) weist der größte Teil der Böden in der RBSF eine bis zu einem halben Meter dicke organische Oberschicht auf. In den tieferen Lagen, zwischen 1850 und 1950m.ü.N.N. entwickelten sich die Böden auf

Erdrutschmaterial mit noch wenig verwittertem Skelettanteil. Der US Soil Taxonomy entsprechend (Soil Survey Staff 1998) gehören diese AC-Böden der Gruppe der Dystrudepts und Haplosaprists an, mit einem aus  $^{14}\text{C}$  Analysen von Holzkohleresten ermittelten ungefähren Alter von  $710 \pm 50$  BP. Zwischen 2100 und 2700m.ü.N.N. finden sich hauptsächlich Böden vom Typ Petraquept, die sich auf Solifluktionsmaterial entwickeln, während in den höheren Lagen Böden vom Typ Epiaquept vorherrschen. Die  $^{14}\text{C}$ -Analysen der im A-Horizont gefundenen vegetabilen Kohle, zeigen auch in diesen Lagen ein Alter von  $710\text{-}980 \pm 50$  BP. Insgesamt belegen die Kohlefunde, dass Brände kein neueres Phänomen sind, sondern schon immer auftraten.

Die Böden der bewirtschafteten Privatgrundstücke an den Nordhängen des Tales gehören zu der Gruppe der Cambisols, mit Ausnahme der Böden in Erdrutschgebieten, die der Gruppe der Leptosols angehören (Zech and Hintermaier-Erhard 2002).

### **2.3.2. Klima**

Die Cordillera Real übt einen entscheidenden Einfluss auf das Klima des andinen Teils Südecuadors aus. Ihre komplexe Topographie bildet eine klimatische Barriere, welche die östlichen Feuchtgebiete mit starker Wolkenbildung durch den atlantischen Nordost-Passat von den im Regenschatten liegenden interandinen Tälern trennt, die von trockenen Winden pazifischer Herkunft beherrscht werden. Da sich diese bereits an den Westhängen der Cordillera occidental abregnen, sind die innerandinen Gebiete niederschlagsarm (Richter 2003, Bendix et al. 2004a). Andererseits wird das Klima aber auch von El Niño und La Niña beeinflusst, wobei La Niña einen größeren Effekt als El Niño hat. Im Vergleich zu anderen

Regionen sind aber beide Phänomene im Untersuchungsgebiet eher schwach ausgeprägt, verursachen trotzdem nennenswerte Klimaschwankungen (Beck and Müller-Hohenstein. 2001).

Die Niederschläge im Untersuchungsgebiet entstehen aus atlantischen Luftmassen, die mit dem Passat von Osten an die Cordillera oriental herantransportiert werden und beim erzwungenen Aufstieg zur Kondensation der Feuchtigkeit und Wolkenbildung führen. Daher haben die höheren Lagen die größte Zeit des Jahres eine durchschnittlichen Wolkenbedeckung von ca. 70% (Bendix et al. 2004a, Bendix et al. 2004b).

Dieses Niederschlagsregime hat ein tropisch-feuchtes Klima zur Folge, mit einer durchschnittlichen Jahresniederschlagsmenge zwischen 2000 mm auf 1850m.ü.N.N. und 6000 mm auf 3100m.ü.N.N. Die Hauptniederschlagszeit ist von April bis Juli, während zwischen September und Dezember weniger Regen fällt. Von den Temperaturen her gesehen hat das Untersuchungsgebiet je nach Höhenlage ein mäßig warmes („tierra templada“) bis kaltes („tierra fria“) Klima mit Jahresmitteln zwischen 19° und 13°C (Bendix et al. 2006). (Abb. 4).

Das Untersuchungsgebiet zeigt eine mäßig ausgeprägte bimodale Verteilung der Niederschläge, mit dem absoluten Maximum im Mai/Juni/Juli und einem weniger ausgeprägten Maximum im Dezember. Beide Maxima werden durch Konvektionsniederschläge verursacht (Stürme und Platzregen. Andererseits zeigt der jährliche Temperaturgang nur ein Maximum, nämlich im Dezember, was darauf hindeutet, dass die klimatischen Prozesse (und entsprechend der Typus der Niederschläge) während der beiden Niederschlagsmaxima verschieden sind. Von Mai bis September fällt hauptsächlich feiner Regen von langer Dauer während es

von Dezember bis April in kurzen heftigen Schauern regnet (Richter 2003, Rollenbeck et al. 2005). Richter beschreibt (2003) in seiner Typisierung des Klimas, dass das Untersuchungsgebiet 8 bis 10 feuchte Monate hat, die zwischen semihumid und subhumid schwanken können.

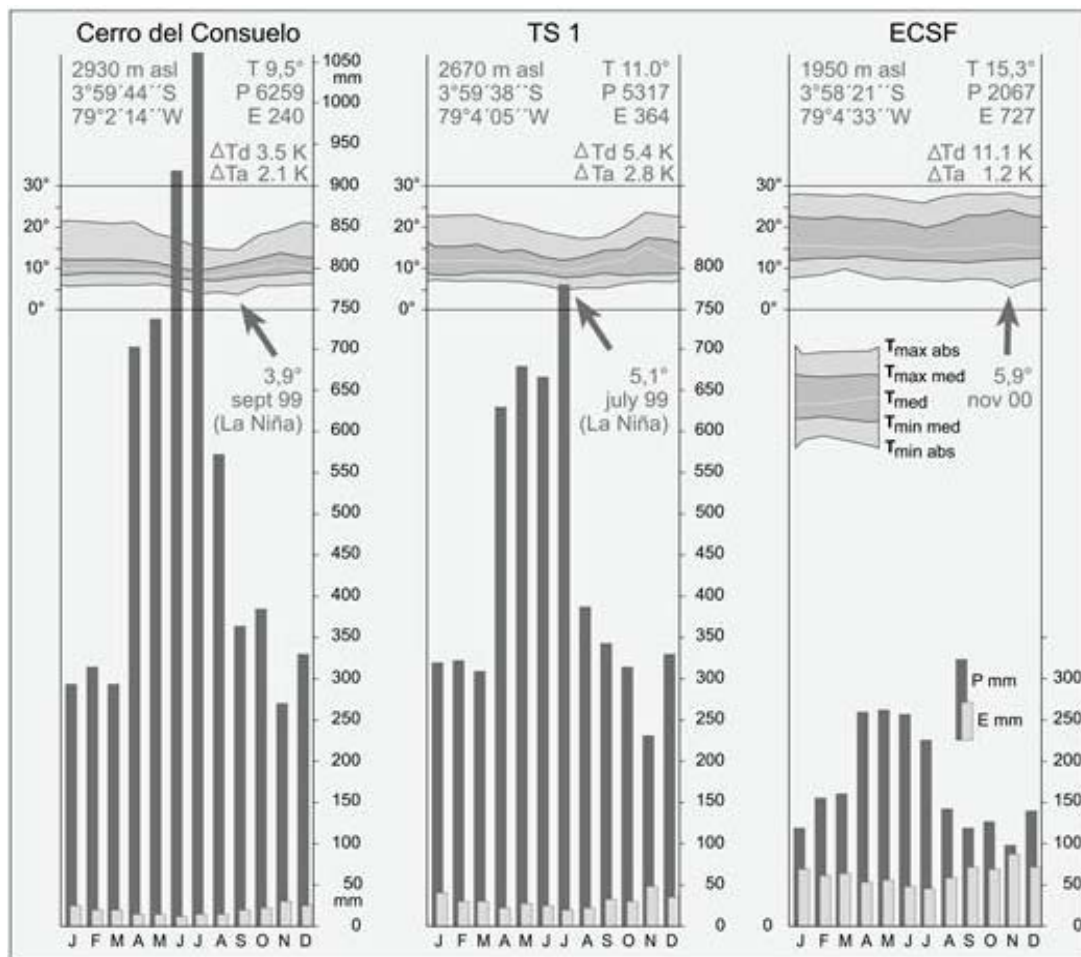


Abb. 4: Klimadiagramme von drei meteorologischen Stationen mit Monatsmittelwerten über die Jahre 1998-2002. (T) Lufttemperatur; (P mm) Monats- und Jahresgesamtniederschläge; (E mm) Evaporation;  $\Delta T_d$  durchschnittliche tägliche Schwankungen der Lufttemperatur;  $\Delta T_a$  durchschnittliche jährliche Schwankungen der Lufttemperaturen (Bendix et al. 2006).

### 2.3.3. Vegetation

Die große floristische Artenvielfalt der Anden hängt zum einen mit der Lage in den Tropen, zum andern mit der großen ökologischen Diversität Südecuadors zusammen (Ulloa and Jorgensen. 1995), die ihrerseits auf die äußerst vielfältigen topografischen und klimatischen Bedingungen zurückzuführen ist (Acosta - Solis 1977, Balslev and Ollgaard 2002). Die relativ niedrigen Höhen der Cordillera Real haben in dieser Region einen entscheidenden Einfluss auf die Entwicklung der Biodiversität und des Endemismus' genommen, indem sie weit reichende Wanderungen von Pflanzen und Tieren von Amazonien bis ins Pazifik-Tiefland und umgekehrt zugelassen (Beck und Müller-Hohenstein. 2001). Auch die eiszeitlichen und zwischeneiszeitlichen Barrieren haben den lokalen Endemismus gefördert, wobei das Girón-Paute-Tal wahrscheinlich ein großes Hindernis in den ecuadorianischen Anden war, das die Nord-Südwanderungen von Arten einschränkte (Jorgensen and Ulloa 1994). Diese Faktoren dürften mit dafür verantwortlich sein, dass die Vegetation Südecuadors vom Rest des Landes so verschieden ist mit einem hohen Grad an Endemismus, insbesondere im Podocarpus Nationalpark mit über 200 endemischen Gefäßpflanzenarten (Borchsenius 1997, Valencia et al. 2000).

Untersuchungen von Bussmann (2002), Homeier (2004) und Paulsch (2001), über die floristische Zusammensetzung und Struktur des südecuadorianische Bergwalds, haben die wissenschaftliche und ökologische Bedeutung, der bis vor kurzem kaum bekannten Gebiete um den Podocarpus Nationalpark, gezeigt. Aufgrund ihrer außerordentlichen Diversität und ihres Endemismus sind sie auch geeignete Objekte für die Erforschung von geeigneten Schutzmaßnahmen. Im Wald der RBSF wurden zu den bis heute erfassten 240 vier neue Baumarten



beschrieben (Bussmann 2002, Homeier 2004). Hinzu kommt eine außerordentliche Vielfalt an Epiphyten, krautigen Gefäßpflanzen und Kryptogamen (Nöske et al. 2002, Werner 2002); und dies alles auf einer kleinen Fläche von 11 km<sup>2</sup> im Zentrum des Biodiversitätshotspots der tropischen Anden..

Die wichtigsten Baumarten der RBSF rekrutieren sich aus den Familien der Euphorbiaceae, Lauraceae, Melastomataceae und Rubiaceae (Homeier 2004). Stark vertreten unter den krautigen und strauchigen Pflanzen sind Vertreter der Araceae, Asteraceae, Bromeliaceae, Ericaceae, Orchidaceae und Piperaceae. Der größte Teil der Baumarten sind immergrün, jedoch findet man auch laubwerfende Arten, wie z. B. *Tabebuia chrysantha*, *Cedrela montana* und mindestens eine Art der Gattung *Ficus*.

Nach der neuesten Vegetationskarte von Südecuador (Balslev and Ollgaard 2002) gehört der RBSF-Wald zum Typ des immergrünen Bergregenwaldes, (1500 bis 2500m.ü.N.N.), der sich durch einen großen Reichtum an Epiphyten auszeichnet. Nach der Klassifikation von Sierra (1999) für Ecuador entspricht er der Bezeichnung „humider Bergwald“, der sich in der Höhenstufe zwischen 1800 und 2800m ü.N.N. findet

Bussmann (2002), der versuchte die Vegetation des Reservats genauer einzuordnen, spricht von einer Dreiteilung: dem unteren Bergregenwald (1850-2100m.ü.N.N.), charakterisiert durch die phytosoziologische Ordnung der *Alzateetalia verticillatae*, dem oberen Bergregenwald (2100-2450m.ü.N.N.), in der Ordnung *Purdiaeaetalia nutantis*, und schließlich dem subalpinen Wald über 2450m.ü.N.N., der dem Verband *Clusio ellipticae* - *Weinannion cochensis* zugerechnet wurde. Eine andere Einteilung wurde von Paulsch aufgrund struktureller Merkmale der Vegetation

beruht, ist von Paulsch (2001) vorgeschlagen. Homeier (2004) hat, anhand der floristischen Zusammensetzung der Baumschicht fünf Grundtypen im Wald der RBSF festgestellt, wobei allerdings auch die Höhenlage und strukturelle Merkmale zur Klassifizierung herangezogen wurden.

Im Gebiet der RBSF ist die natürliche Vegetation auf der nordexponierten südlichen Talseite vom Talgrund in 1800m Höhe bis hinauf zur Kammlinie (zwischen 2700 und 3200m) besser erhalten als der Wald auf der nördlichen Talseite. Die Luftbilder zeigen jedoch, dass auch der intakt erscheinende Wald der liefern Lagen während der 50er Jahre des letzten Jahrhunderts stark verändert, z.T. sogar völlig gerodet wurde. Auf der nördlichen Talseite findet sich in den unteren und mittleren Lagen hauptsächlich Weideland mit nur mehr kleineren Waldinseln in schwer zugänglichen Schluchten. Erst im Bereich der Kammlagen sind noch geschlossene natürliche Wälder anzutreffen. Bei den Waldinseln handelt es sich um Sekundärvegetation, die deutlich den Einfluss Feuer zeigen.

## **2.4. Die Geschichte des Waldes in der RBSF**

Die vorliegende Arbeit basiert auf der Annahme, dass die Sukzession in den Sekundärwäldern von der Art und Häufigkeit der Störung, und der Zeitspanne seit dem letzten Eingriff abhängt (Pickett and White 1985, White and Jentsch 2001); um die entsprechenden Waldökosysteme richtig zu interpretieren ist es somit unerlässlich, die im Altersbereich der einzelnen Waldareale liegenden Ereignisse zu rekonstruieren,. Die Kenntnis derartiger Ereignisse erleichtert wiederum das Verständnis der verschiedenen Sukzessionsabläufe in den einzelnen Sekundärwaldtypen. Dies wird im Folgenden sowohl für die lokale als auch die regionale Ebene mit.

Die Abholzung der Andenwälder geht historisch weit zurück, noch lange vor der Ankunft der Conquistadores in Mittel- und Südamerika. Prähistorische Hinweise auf menschliche Aktivitäten in der Andenregion werden auf 7000-10000 Jahren v.Chr. datiert. Über Jahrtausende hinweg hat der Mensch in eine Natur eingegriffen, die heute wegen ihres außerordentlichen Artenreichtums weltweit berühmt ist. Dabei hat er die nach heutiger Einschätzung ursprünglich wohl eher geschlossene Vegetation stark degradiert. Besonders in den letzten Jahrzehnten erfuhr die Vegetation der Anden dramatische Eingriffe: Man schätzt, dass 90% der einstigen Naturwälder modifiziert, oder völlig zerstört worden sind (Hamilton et al. 1995).

Im Süden Ecuadors kann man seit der Kolonialzeit zwei Perioden mit starker Waldrodungsaktivität unterscheiden.

Zum einen geschah dies im Zuge der Eroberung Amerikas durch die Spanier im XVI Jahrhundert. Im Gebiet der heutigen Provinzen Zamora-Chinchiipe und Loja, haben die Conquistadores, von den Bodenschätzen angelockt, in großem Umfang Waldflächen abgeholzt und niedergebrannt, um dort große Haciendas zu gründen. Wegen des Widerstandes der einheimischen Shuarbevölkerung war die Kolonisation jedoch wenig nachhaltig. So blieben bedeutende Gebiete mit Naturwäldern (zum Beispiel das Gebiet, des heutigen Podocarpus Nationalparks und seiner Pufferzonen) bis zum Jahr 1950 inselartig erhalten und natürlich geschützt. Im vergangenen Jahrhundert kam eine zweite Rodungswelle im Zuge der Landnahme durch die Colonos, nachdem durch den Straßenbau die Verkehrsverbindungen zwischen den Provinzhauptstädten Zamora und Loja hergestellt waren. Die Landnahme durch die Colonos führte wiederum und führt noch zu einer nicht nachhaltigen Nutzung der natürlichen Ressourcen, und

deshalb zur fortschreitenden Waldzerstörung für den Gewinn weiterer landwirtschaftlich nutzbarer Flächen. Die verschiedenen Aktivitäten der Neusiedler stellen eine starke Bedrohung der bisher noch wenig untersuchten Restbestände des Naturwaldes dar, der in dieser Region in seiner Existenz nun stark gefährdet ist.

Das Land im San Francisco Tal, der nördlichen Pufferzone des Podocarpus Nationalparks ist in Privatbesitz, aufgeteilt in landwirtschaftliche Kleinbetriebe, die „Fincas“. Diese prägen mit ihren verschiedenen Typen von Landnutzung und Landmanagement, von alten und neuen, aber auch von bereits wieder verlassenen landwirtschaftlichen Flächen die heutige typische ecuadorianische Kulturlandschaft in den Anden. Dazwischen liegen vom Feuer und von der Axt verschonte Restbestände des Primärwaldes, vor allem in den sehr steilen und schwer zugänglichen Schluchten, den „Quebradas“, und in den Kammlagen der Gebirgszüge. Kleinere forstliche Plantagen, vor allem von Kiefern (*Pinus patula*) und verschiedenen *Eucalyptus*-Arten (z.B. *E.globulus* und *E. saligna*) bringen ein sich deutlich absetzendes exotisches Element in die Landschaft. Geprägt wird diese Landschaft der östlichen Cordillere, der Cordillera Real aber auch von unzähligen Bergrutschen und Murgängen, die wegen ihres unterschiedlichen Alters die ganze Sukzession der Vegetation vom Rohboden bis zum Sekundärwald demonstrieren (Paulsch and Czimczik 2001). Noch größere Flächen als die aktiven Weiden nehmen die aufgegebenen ehemaligen Weideflächen ein, die von Farnen und Sträuchern überwuchert sind und als frühe Sukzessionsstadien gedeutet werden können.

In privater Hand, bzw. Besitztum einer Stiftung ist auch das Areal im Tal des Rio San Francisco, das seit 10 Jahren die Reserva Biológica San Francisco bildet. Vor

dem Besitzerwechsel wurde das Land in traditioneller Weise mit für diese Region üblichen Methoden bewirtschaftet, d.h. mit Einsatz von Feuer, um die vorhandene Vegetation zu beseitigen und sie Weidegräser zu ersetzen, sowie die manuelle Extraktion von Nutzholz. So findet man Bereiche, wo sich gepflanzte Futtergräser wie *Melinis minutiflora* und häufig im Home-Gardens kultivierte Arten, wie *Hydrangea macrophylla*, *Citrus limonia* (Limón Grande), *Persea cf caerulea* (aguacatillo ascá) und *Solanum quitoense* (naranjilla), mit der einheimischen Vegetation mischen.

Eine weitere nennenswerte Störung vor allem des unteren Bergregenwalds im Bereich der RBSF ergab sich bei der Verlegung des Wasserversorgungskanals sowie bei der Errichtung von Hochspannungsmasten für das Wasserkraftwerk Carlos Mora Carrión, (die „Empresa“). In diesen Gebieten kann man, nun anthropogen bedingt, ebenfalls viele Sukzessionsstadien der Vegetation von weitgehend immer noch unbesiedelten Rohböden über Gras-, Strauch- und Pionierbaumvegetation bis hin zum späten Sekundärwald gleichzeitig untersuchen und als unechte Zeitreihe interpretieren (Beck und Müller-Hohenstein 2001).

## 2.5. Regionale und lokale Probleme

Auf der Ostabdachung der Anden besitzt Ecuador noch großflächig feuchte Bergwälder (Valencia et al. 2000). Befürchtungen, dass diese Ökosysteme in nicht allzu ferner Zukunft verschwinden könnten, sind nicht von der Hand zu weisen (Henderson et al. 1991, Doumenge et al. 1995). Auf Grund des Bevölkerungsdrucks (s. Kapitel 1) hat die Entwaldungsrate Ecuadors alarmierende Ausmaße erreicht, und ist derzeit die höchste in ganz Südamerika (Wonder 1996). In Erkennung dieser Tatsache und angesichts der großartigen Landschaften wurden in den 80<sup>er</sup> Jahren zahlreiche Reservate und Nationalparks geschaffen, so dass heute 17% des

ecuadorianischen Territoriums unter Naturschutz stehen. Allerdings umfasst dieses System an Schutzgebieten nicht alle hochbiodiversen Gebiete, so dass weitere Schutzmaßnahmen angezeigt sind. Derzeit findet sich zum Beispiel der größte Teil der noch wenig untersuchten indigenen Flora Südecuadors außerhalb geschützter Areale (Borchsenius 1997). Ein nicht hoch genug zu wertender weiterer Ansatz ist der in diesen Tagen der UNESCO vorliegende Antrag auf Ausweisung eines Biosphärenreservats in Südecuador, welches sowohl Feucht-, als auch Trockenwälder umfasst. Unabhängig von Schutzmaßnahmen ist es aber dringend erforderlich, diese komplexen aber labilen tropische Bergökosysteme einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen, wobei nicht nur aber doch vorrangig die Vegetation studiert werden muss. Außerdem ist es wichtig, den heutigen Zustand dieser Wälder so wie ihre ökologische Funktionalität und ihre ökosystemaren Leistungen zu erforschen, um die nötigen Schutzmassnamen auf lokaler, regionaler und nationaler Ebene zu planen.

Im Jahre 1997 wurde in dieser Hinsicht im Tal des Rio San Francisco ein multidisziplinäres Projekt in Angriff genommen, mit Schwerpunkten in den verschiedenen Disziplinen der Biologie und Geowissenschaften, das unter der Bezeichnung: „**Funcionalidad de un bosque tropical lluvioso montano en el sur del Ecuador: El ecosistema con su biodiversidad, sus procesos dinámicos y el uso potencial del mismo**“ (Funktionalität eines Bergregenwaldes in Südecuador: Ökosystem, Biodiversität, dynamische Prozesse und potenzielle Nutzung) die an den Podocarpus Nationalpark angrenzende „Reserva Biologica San Francisco“ als Ökosystem eingehend erforscht (Beck and Müller-Hohenstein. 2001, Fiedler 2001).

Im tief eingeschnittenen Tal des Rio San Francisco verläuft die Verbindungsstrasse zwischen den Provinzhauptstädten Loja (2100 m) und Zamora (970 m). Diese in

den fünfziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts ausgebaut Strasse erhielt in den achtziger und neunziger Jahren im oberen Talbereich eine neue Routenführung, wurde deshalb aber nicht weniger anfällig für Muren, als die alte, nun teilweise völlig verschüttete Strasse. Der Ausbau der Landstrasse und die Verlegung der Routen, die offensichtlich ohne Ökosystem-Verträglichkeitsstudien durchgeführt wurden, haben weiterhin entscheidend zur Zerstörung der Wälder beigetragen.

Ein zusätzliches Problem sind der Ausbau und die Wartung eines Wasserkanals für das Wasserkraftwerks San Ramón sowie der Überlandleitungen nach Loja und Zamora. Insbesondere die Wartung dieses Kanals erfordert jährliche Eingriffe in die schnell wuchernde Vegetation, die vornehmlich mit Hilfe von Maschinen erfolgt. In diesem Bereich finden sich zahlreiche kleinere Sekundärwald areale unterschiedlichen Alters und unterschiedlicher Störungshäufigkeit, die auch Gegensatz der vorliegenden Untersuchung sind.

Die Nachfrage nach einheimischen Baumarten ist immer noch hoch und die Kontrolle des Holzeinschlags ineffektiv (Ridgely and Greendfield 2001). In Südecuador werden ungefähr 80% der regionalen Holznachfrage aus den Regenwäldern der Provinz Zamora gedeckt (Leischner and Bussmann 2003). Besonders hoch ist die Nachfrage nach Werthölzern, vor allem nach Arten der Familie Podocarpaceae, die wegen ihrer guten Qualität und vielfältigen Nutzungsmöglichkeiten besonders geschätzt werden. Dies sind vor allem *Podocarpus oleifolius*, *Podocarpus insignis* und *Prumnopitys montana* (allgemein als Romerillo bekannt) aus der Familie der Podocarpaceen, *Tabebuia chrysantha* (Porotillo) eine Bignoniacee und die Meliacee *Cedrela montana* (Cedro). Aus Gründen der Holznutzung, der Gewinnung vlandwirtschaftlicher Flächen und

wegen des Strassenbaus nehmen die hohen Abholzungsraten immer noch nicht ab. Das Fehlen von Wiederaufforstungsprogrammen mit indigenen Arten verschärft dieses Problem. Von den 167.000 ha Forstplantagen Ecuadors sind 75% mit verschiedenen *Eucalyptus*-Arten, mit *Pinus patula* und *Cupressus lusitanica* aufgeforstet. Die Vermehrung einheimischer Baumarten in Baumschulen setzen die Kenntnis über Samengewinnung, Keimung und Sämlingsetablierung voraus, die immer noch fehlen bzw. sehr unvollständig sind. Aus diesem Grund werden einheimische Baumarten noch kaum in regionalen oder nationalen Wiederaufforstungsprogrammen eingesetzt.

Die klimatischen Bedingungen im San Francisco Tal sind für den Ackerbau ungünstig. Deshalb werden große Flächen des gerodeten Primärwaldes als Weideland genutzt, wobei *Setaria sphacelata* und *Melinis minutiflora* als Futtergräser gepflanzt werden. Entsprechend sind die Weiden ein bedeutendes landschaftliches Element der Region. Diese werden allerdings wegen des wiederholten Einsatzes von Feuer zur Weideerneuerung sehr schnell vom Adlerfarn *Pteridium arachnoideum* überwuchert. Da auch der Adlerfarn mit Feuer bekämpft wird, geht die Verunkrautung der Weiden umso schneller vor sich, da die Konkurrenzstärke des Adlerfarn im Gegensatz zu der der Weidegräser durch den Brand gefördert wird (Hartig und Beck. 2003). Demzufolge sehen sich die Landbesitzer, die Finqueros, gezwungen neue Rodungen in den Primärwald hineinzutreiben, um neues Weideland zu gewinnen. Die Folge ist der fortschreitende Verlust an Waldfläche nicht nur, aber vor allem auch im Tal des Rio San Francisco.



### **3. Material und Methoden**

#### **3.1. Geländearbeiten**

Die Geländearbeiten erstreckten sich über 2 Jahre, nämlich von Oktober 2001 bis Oktober 2003. Nach der Auswahl der verschiedenen Sekundärwälder wurden diese für die detaillierte Analyse abgegrenzt und in Parzellen unterteilt. Dann wurden alle Parzellen eines Waldes vegetationskundlich aufgenommen, wofür durchschnittlich 3 – 4 Monate benötigt wurden. Nicht berücksichtigt ist in dieser Zeitspanne die Zeit für die Bestimmung der gesammelten Arten.

#### **3.2. Die Plots**

##### **3.2.1. Auswahl und örtliche Festlegung**

Eine thematisch gezielte Auswahl der zu untersuchenden Sekundärwälder wäre ohne die vorherige Kenntnis der biotischen und abiotischen Gegebenheiten und der neueren Geschichte der einzelnen Wälder nicht möglich gewesen. Nach der Analyse von Luftbildern des Instituto Geográfico Militar Ecuatoriano (IGM, Quito), nach eigenen Geländeneobachtungen und Interviews mit den Bewohnern des San Francisco Tales konnten folgende Gesichtspunkte für die Auswahl der Untersuchungsflächen festgelegt werden: a) Die Art der Störung, die Störungsintensität und Häufigkeit, sowie die Zeitspanne, die seit der letzten Störung verstrichen war; b) die Zugänglichkeit der Sekundärwälder; viele von ihnen sind nämlich wegen der topographischen Gegebenheiten und den Geländebedingungen, schwer erreichbar. Schließlich wurden 7 kleinere Sekundärwälder für die phytosoziologische Analyse ausgewählt. Vier von ihnen

(C1, C2, C3, C4) erstrecken sich oberhalb des sog. Camino canals, eines ursprünglich mehrere Meter breit angelegten, in 1900 bis 2000 m in Ost-West-Richtung verlaufenden Weges zum Bau und zum Unterhalt des Zubringerkanals für das nahe gelegene Wasserkraftwerk. Diese vier Wäldchen liegen zur Gänze in der RBSF. Ihre Obergrenze bildet der mehr oder weniger ungestörte Primärwald. Die übrigen drei Untersuchungsflächen (D5, F1, F2) liegen auf dem Gelände zweier privater Fincas im Norden der Reserva. Anhand der Luftbilder lässt sich zumindest für einen Teil der Wälder eine Chronosequenz für eine unechte Zeitreihe ermitteln und auch die Art und Intensität der Störung feststellen.

### **3.2.2. Abschätzung des Alters der Wälder**

Bei den Untersuchungen ging man davon aus, dass die Regeneration des tropischen Bergregenwalds je nach Art, Häufigkeit und Intensität der Störung verschieden verläuft. Um die Vegetationsentwicklung dokumentieren und interpretieren zu können, war es somit unerlässlich, die jüngere Geschichte der Untersuchungsflächen zu rekonstruieren, .

Grundlage der Rekonstruktion der Geschichte des Untersuchungsgebiets waren die vom IGM erhältlichen Luftbilder, sowie die aus einer eigenen Befliegung des San Francisco Tales stammenden Luftaufnahmen mit einer Auflösung von ca. 1m. Vier Luftbildserien aus den Jahren 1962, 1969, 1976, 1989 und 2003 standen zur Verfügung, die alle auf den Maßstab 1:60000 normiert wurden (Abb. 5). Diese Aufnahmen ermöglichten die ungefähre Datierung der Störung, ihre flächenmäßige Ausdehnung und ließen Rückschlüsse auf Art und Intensität der Störung zu.

Die Sekundärvegetation der Parzellen C1, C2 und C3 in den unteren Hanglagen der RBSF ist nicht älter als 50 Jahre. Die Bilder zeigen sehr klar, dass hier am Fuß des Waldes, im Jahr 1962 eine große Fläche (Plot C2) völlig gerodet und vermutlich auch vorübergehend als Weideland genutzt wurde. Später, etwa um 1976, haben die Arbeiten am Wasserkanal für das Kraftwerk San Ramón auf dieser Fläche Erdrutsche verursacht, die wiederum großen Lichtungen („Gaps“) erzeugten. Im Luftbild desselben Jahres zeigt die Parzelle C3 kleinere Lichtungen, die ebenfalls von Erdrutschen herrühren dürften.

Tabelle. 1: Charakterisierung der untersuchten Sekundärwälder in der RBSF und auf den privaten Nachbarfincas . Kanalweg (CC), Wetterstation (EM), Schlucht/ 2 (Q/Q2), Finca (F), Weideland (P).

Plot	Art der Störung	Mindestalter [Jahre]	Fläche [m <sup>2</sup> ]	Zahl der Parzellens	Höhenlage [m ü.N.N.]	Lage	Exposition	Hangneigung [%]	Geographische Koordinaten		
									S	-	W
C1	Kahlschlag	30	1500	60	1910	CC-EM	N	30	713.578		9,560.612
C2	Kahlschlag	45	2000	80	1900	CC	N	45	713.423		9,560.428
C3	Kahlschlag	50	1456	91	1900	CC	NE	50	713.249		9,560.255
C4	Kahlschlag	60	1625	65	1920	CC-Q2	N	40	713.504		9,560.486
F1	Feuer	15	1875	75	2000	F - P	O	50	713.358		9,561.616
F2	Feuer	15	1500	60	2000	F - P	O	35	713.358		9,561.616
D5	Erdrutsche	10	1500	60	1950	F - Q	SE	70	713.867		9,561.486

Entgegen der ursprünglichen Erwartung war es nicht möglich, generellen Feuereinfluss in den unteren Lagen der RBSF nachzuweisen; nur im Plot C1, der das jüngste Sukzessionsstadium repräsentiert, gab es eine kleine Fläche, die vermutlich abgebrannt worden ist (Abb. 5, Aufnahme 1976). Die Luftbilder zeigen weiterhin, dass Plot C4 in der letzten Hälfte des 20. Jahrhunderts immer waldbedeckt war. Dies mag mit der Grenzlage zwischen Störung und ungestörtem Wald zusammenhängen. Vor allem nach den strukturellen Merkmalen stellt Plot C4 das am weitesten fortgeschrittene Sukzessionsstadium dar (Abb. 5).

Die untersuchten Sekundärwälder auf dem Gelände der Fincas sind nach Auskunft der Landbesitzer nicht älter als 20 Jahre. Im Gegensatz zu den Sekundärwäldern entlang des Kanalwegs handelt es sich hier um isolierte Waldrelikte in einem Areal von genutztem oder bereits wegen Verunkrautung schon wieder aufgegebenem Weideland. Die Plots F1 und F2 (Abb. 6) sind ehemalige Schluchtwälder, die vor 15 Jahren vom Feuer geschädigt, aber nicht völlig vernichtet worden waren. So weit man es nachvollziehen kann, war dies ein einmaliges Ereignis, allerdings lässt sich die Intensität des Schadens nicht mehr abschätzen. Verkohlte Stämme zeigen aber, dass das Feuer die gesamte Fläche der heutigen Sekundärwälder ergriffen hatte. Weiterhin zeigen die Luftbilder Plot D5 als Schluchtwald, der von Weideland und kleinen Feldern umgeben ist. Nach Angaben des Landbesitzers hat sich dieser Sekundärwald auf einem Murgang entwickelt, der etwa 10 Jahre alt ist. F1, F2 und D5 waren noch im Jahre 1962 Teile eines größeren Waldareals, das aber seit 1989 gerodet wird (Abb. 6).

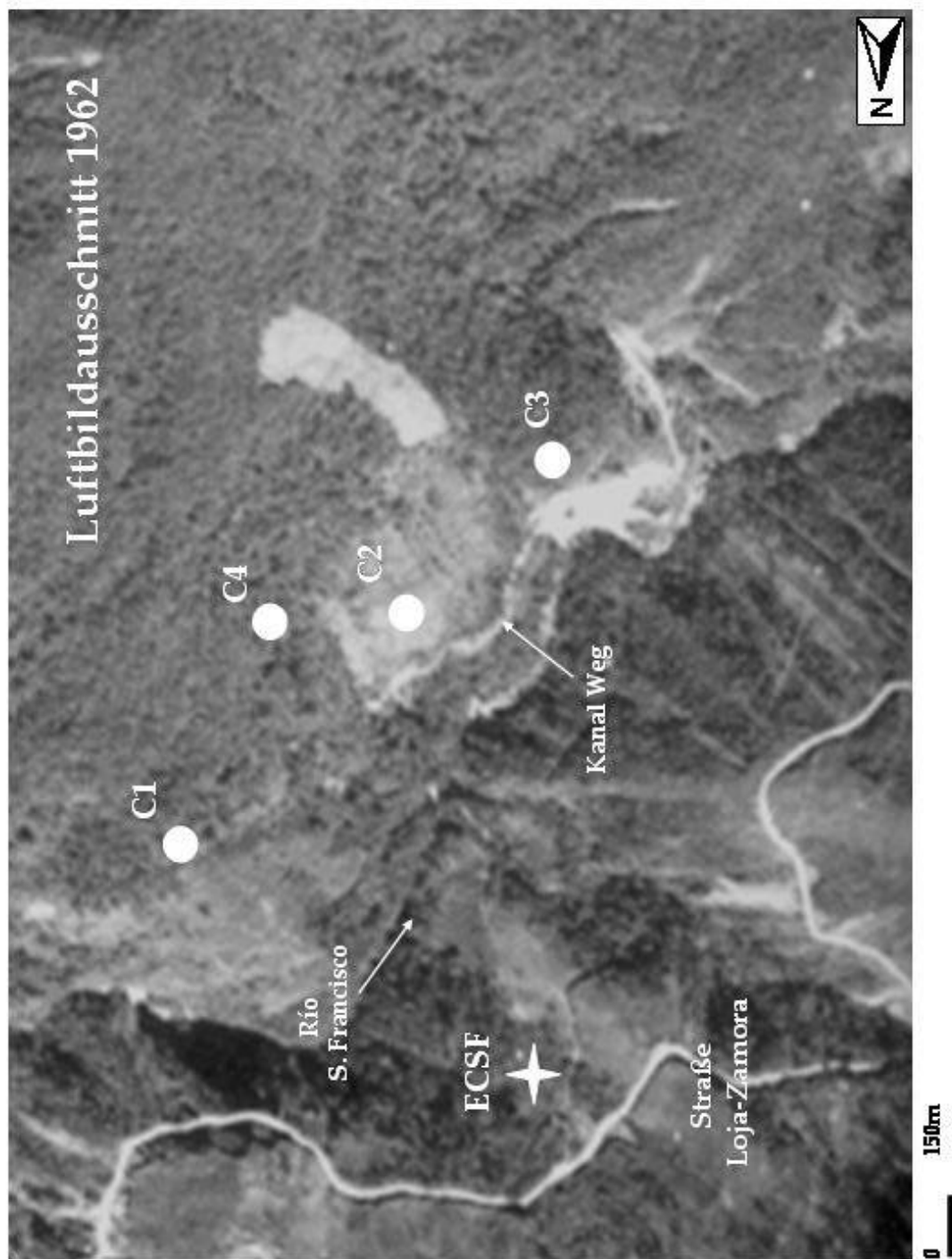


Abb. 5: Sekundärwaldentwicklung von 1962 bis 2003 im Untersuchungsgebiet der RBSF und auf den untersuchten Flächen der benachbarten Fincas im oberen Tal des Rio San Francisco. Die Abbildung zeigt Militärluftbilder aus den Jahren 1962, 1969, 1976, 1989, im Original Maßstab 1:60000 und eine Luftbildaufnahme aus der Befliegung durch die Forschergruppe im Jahr 2003, Universität Düsseldorf. UTM Koordinaten, WGS84, im Original Maßstab 1:50000.

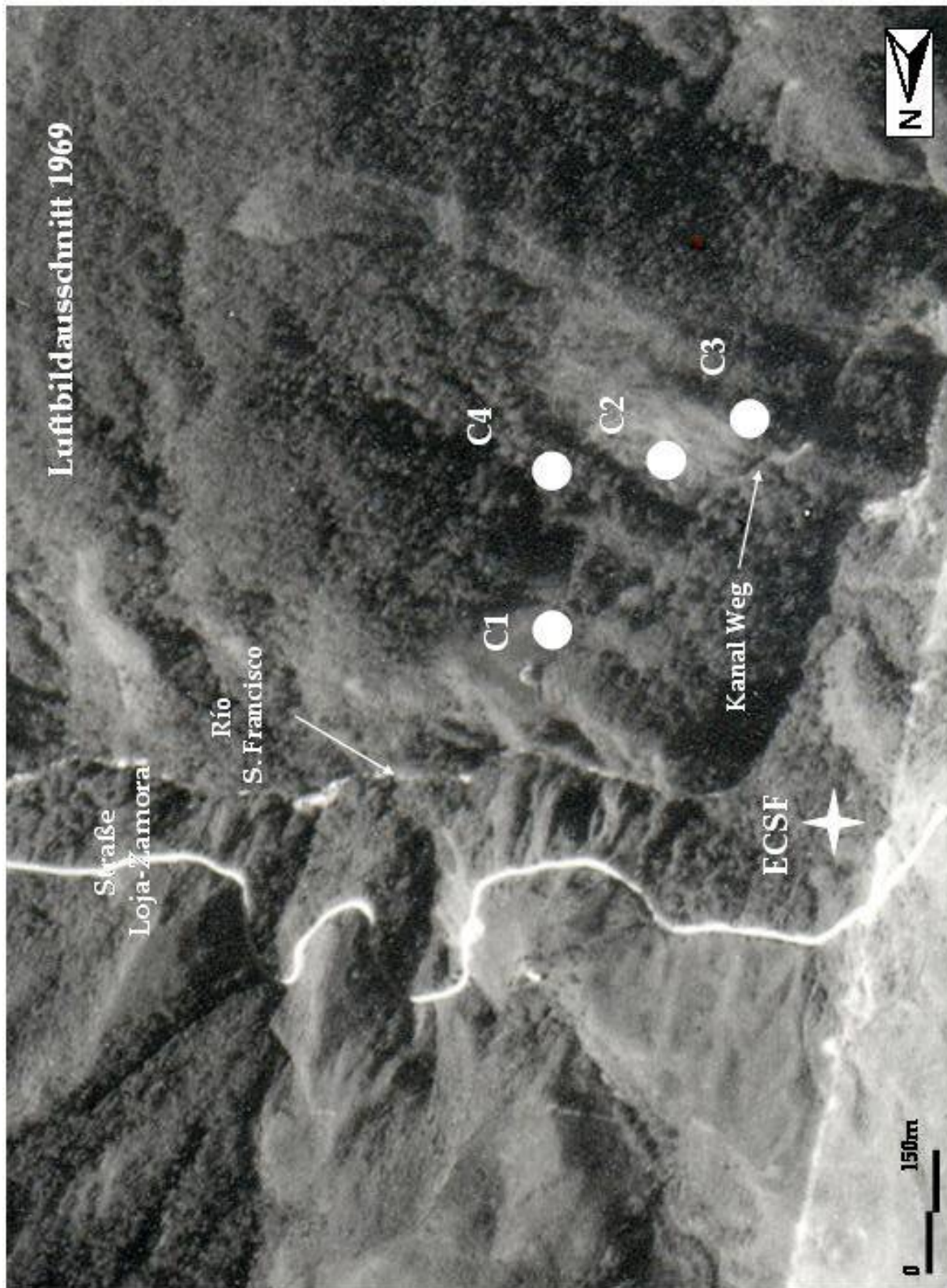


Abb. 5: Fortsetzung.

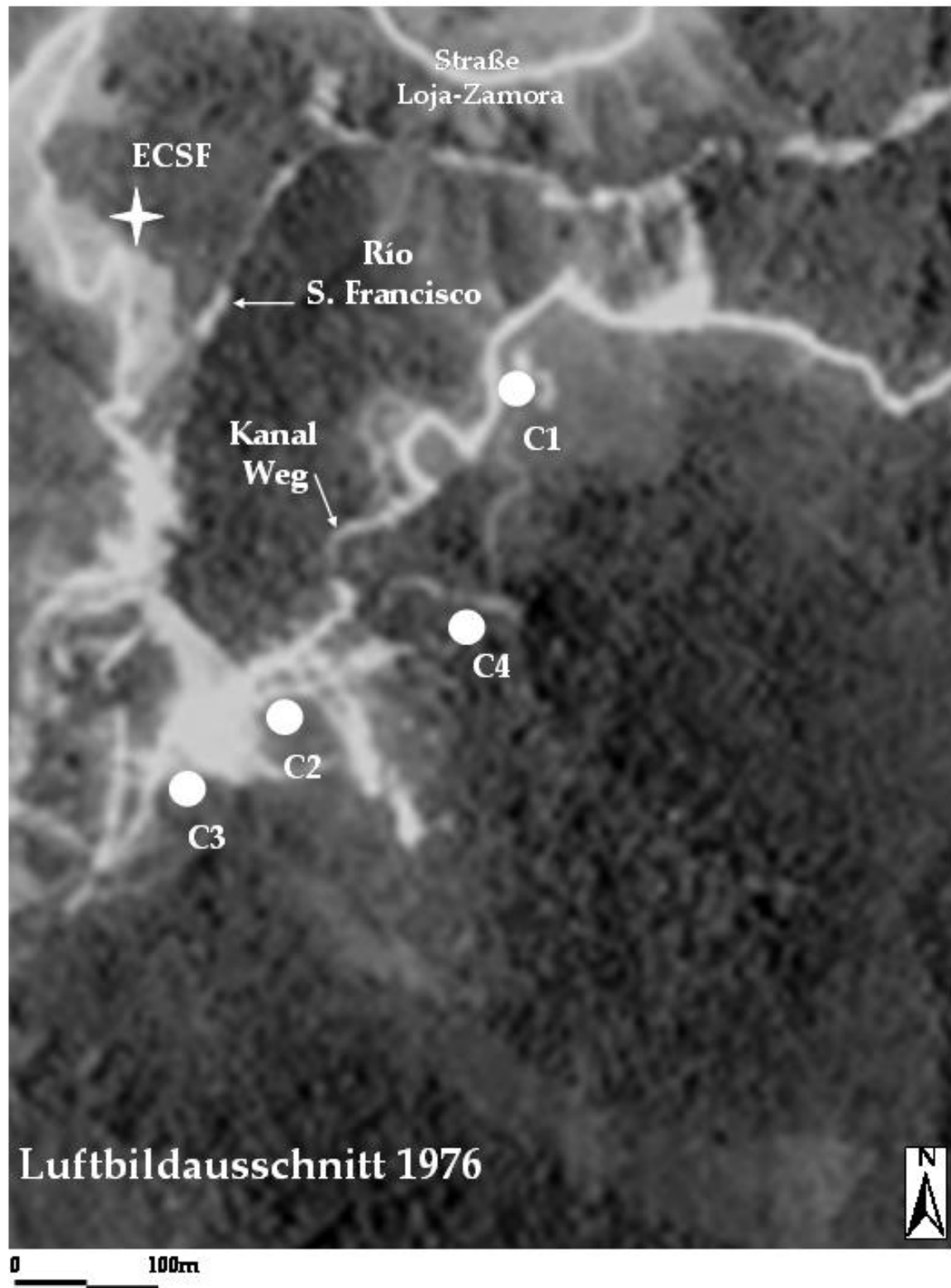


Abb. 5: Fortsetzung



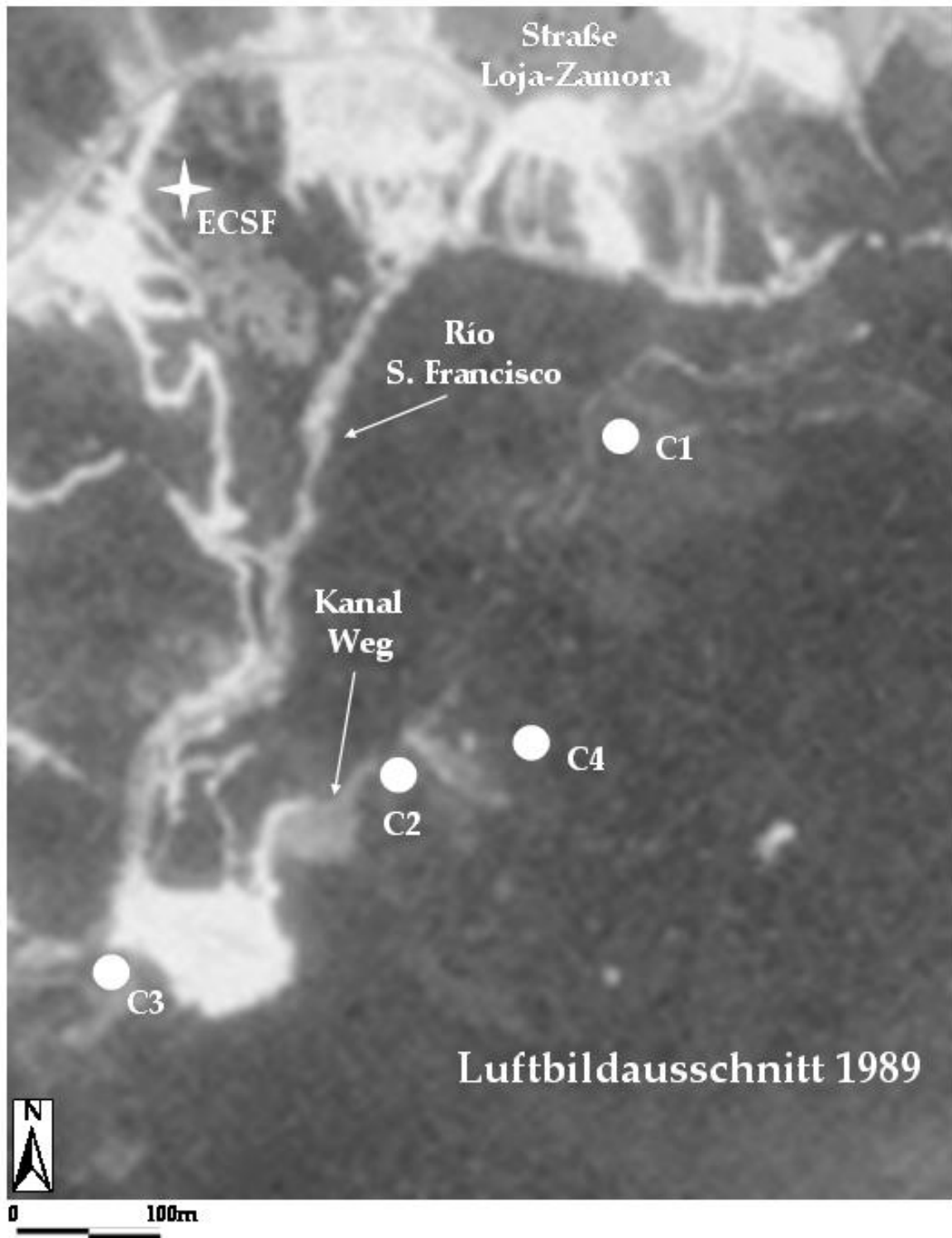


Abb. 5: Fortsetzung.

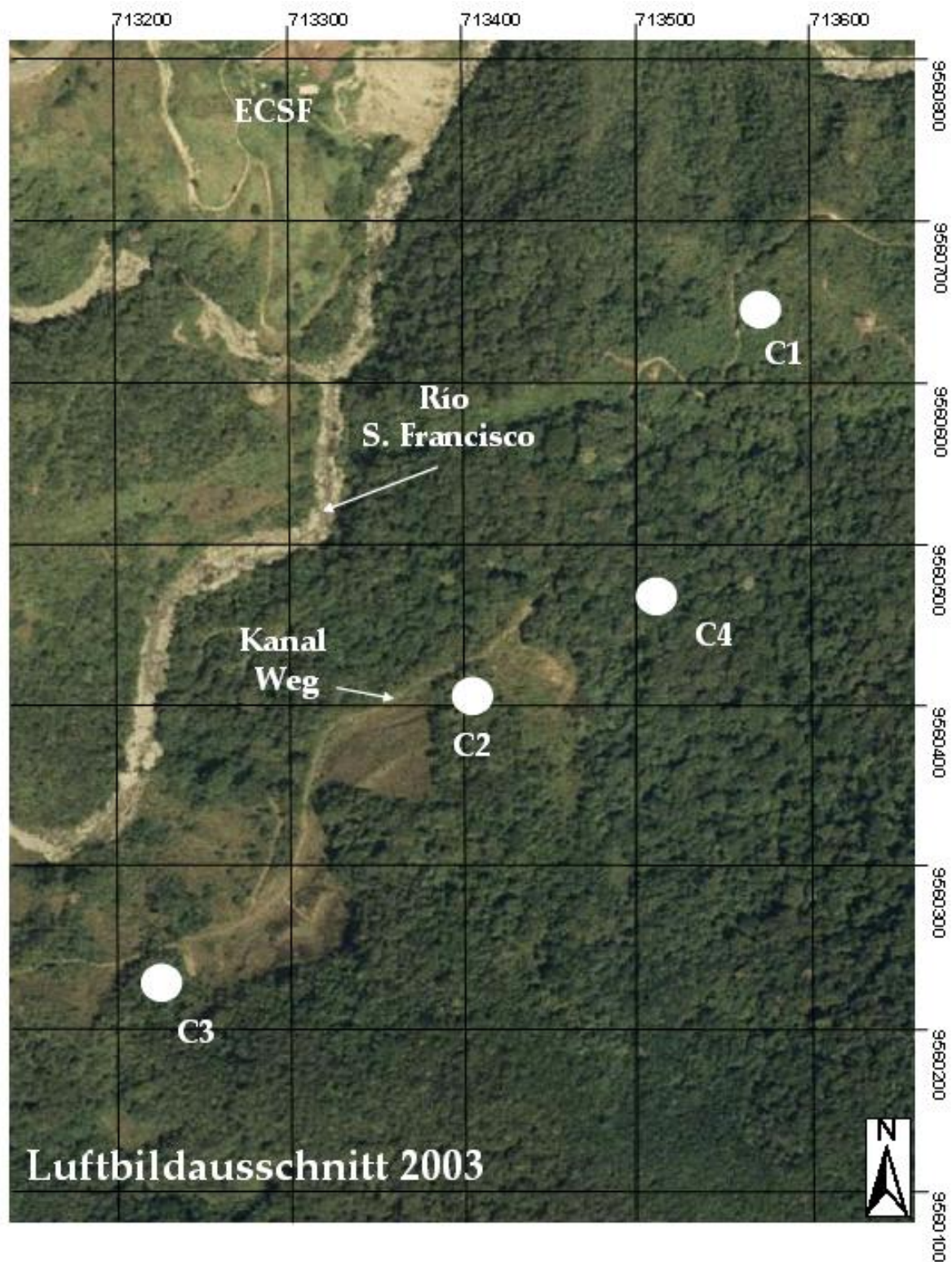


Abb. 5: Fortsetzung.



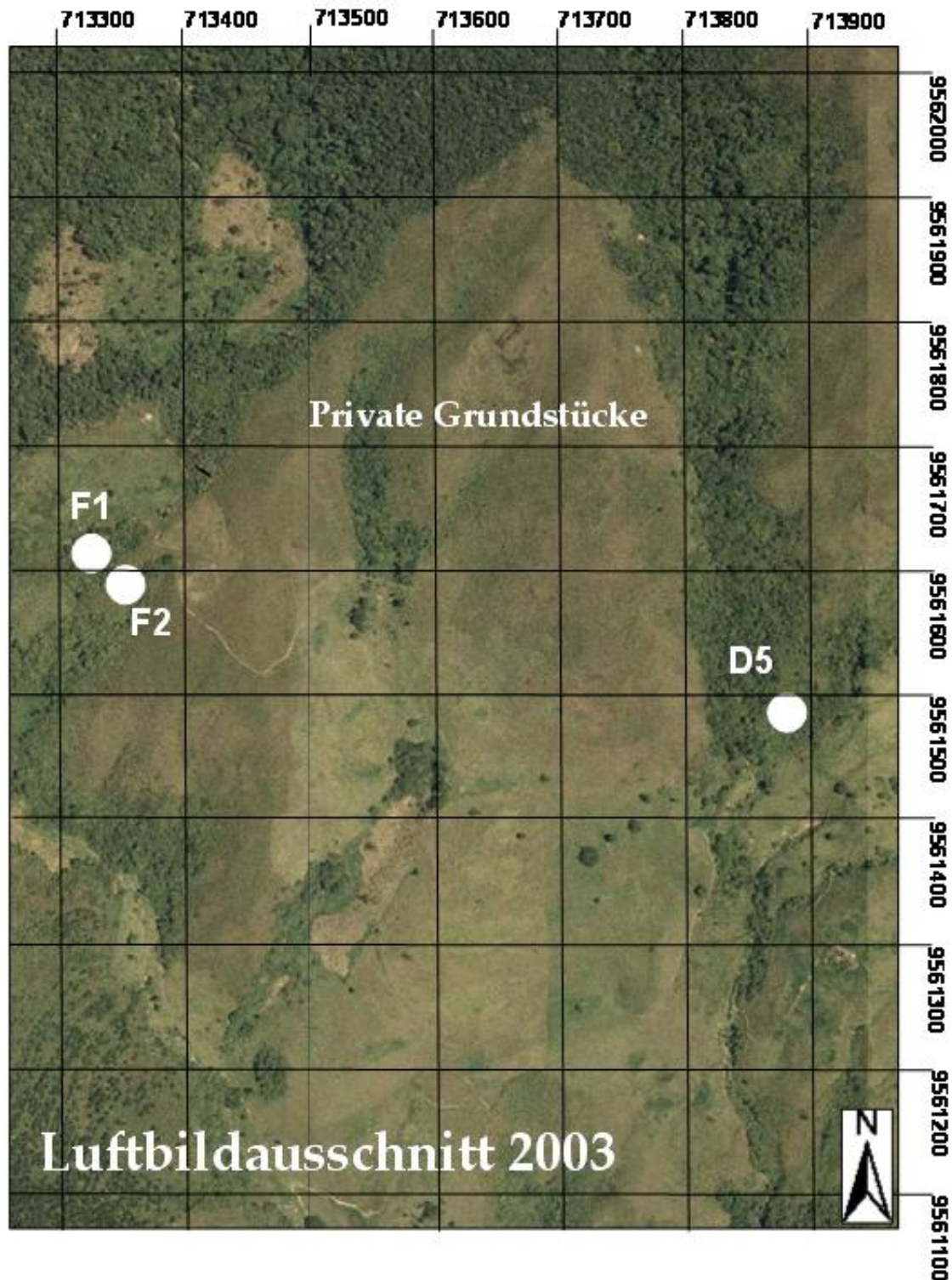


Abb. 6: Lage der Plots F1, F2 und D5, die sich nach Bränden, bzw einem Murgang auf den Flächen der Fincas (Private Grundstücke) am Nordhang des San Francisco-Tals entwickelt haben. Luftbildaufnahme aus dem Jahr 2003, Universität Düsseldorf. UTM Koordinaten, WGS84, Original Maßstab 1:50000.

### 3.2.3. Die Anlage der Plots

Das Areal der einzelnen Plots beträgt zwischen 1500 und 2000 m<sup>2</sup>, wobei die Umrisse sehr verschieden sind. Jeder Plot stellt einen gut abgrenzbaren Sekundärwald dar. Vielfach sind die angrenzenden Flächen Wege, Weideland, extreme Steilhänge oder Bergrutsche.

Jeder Plot wurde in 5 m x 5 m Parzellen aufgeteilt, außer Plot C3, der aus Gründen des Terrains in Parzellen von 4 m x 4 m unterteilt werden mußte. Je nach Form und Größe der einzelnen Sekundärwälder wurden zwischen 60 und 91 Parzellen eingerichtet; insgesamt wurde 457 Parzellen untersucht.

Die Unterteilung der Plots in Parzellen war nötig, da alle Sekundärwälder sehr heterogen sind, keinen klaren Stockwerksaufbau erkennen lassen und die Schätzung des Deckungsgrades einer größeren Fläche praktisch unmöglich ist. Allerdings sollten die Parzellen auch wieder nicht zu klein sein. Nach mehreren Probeläufen wurde die optimale Parzellengröße mit 5 m x 5 m ermittelt. Denn kleinere Parzellen würden auch stärkere Eingriffe in die enorm dichte Vegetation erfordern, was das Ausmaß der unvermeidlichen Schädigung, besonders auch der Strukturen stark ansteigen ließe. Schließlich müssen kleine Pfade angelegt werden, um ins Innere der Wäldchen vorzudringen und um die zur Abtrennung der Parzellen benötigten Seile anbringen zu können.

Mit Hilfe der Luftbilder und der topografischen Karte wurden Richtung und Anlage der Plot-Unterteilung in der Weise bestimmt, dass am Ende die Gesamtfläche des Waldes innerhalb des von den Linien abgegrenzten Areals lag.

Danach wurden vor Ort mit Hilfe des Kompasses die Seile zur Abgrenzung des Plots und der Parzellen gespannt.

Die geografischen Koordinaten der Plots (Tab. 1) wurde mittels GPS (GARMIN – Etrex - 12 chanel GPS) festgestellt, wobei die Messungen an verschiedenen Tagen wiederholt wurden. Die Höhe über N.N. wurde mit einem Höhenmesser gemessen, wofür die exakte Höhe der ECSF als Referenzfläche benutzt wurde. Die Neigung des Geländes wurde mit einem Klinometer (Suunto PM-5/360PC) und die Hangexposition mit einem Kompass bestimmt.

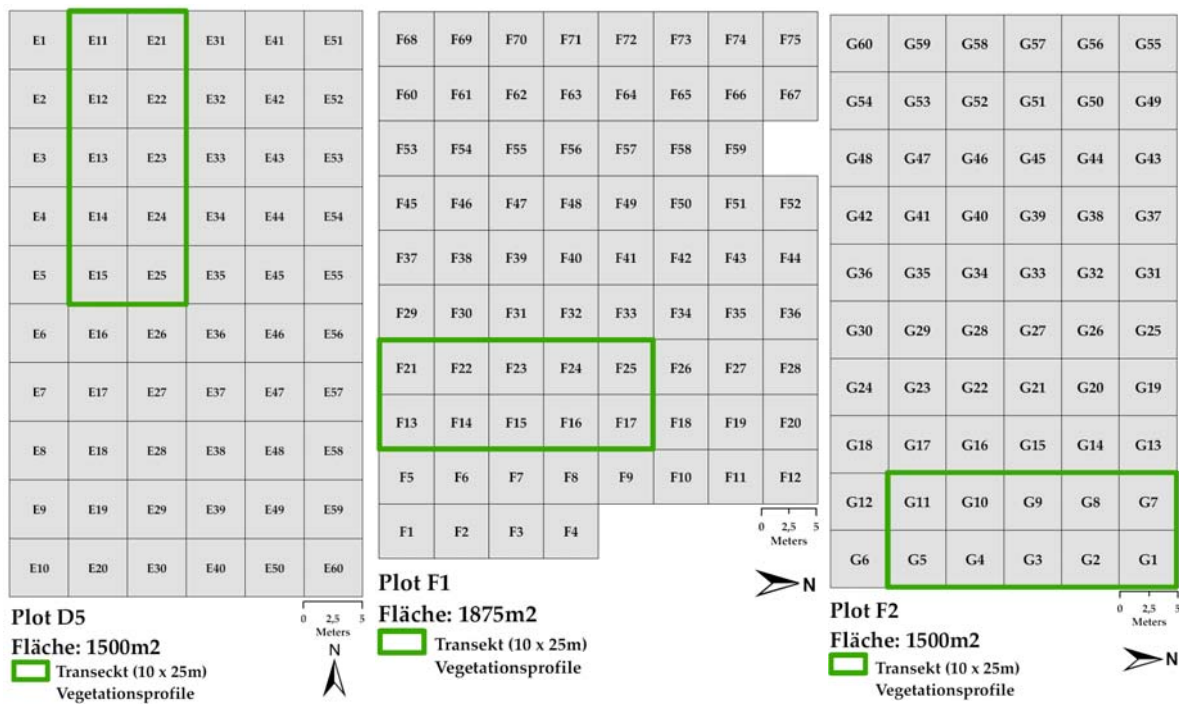


Abb. 7: Übersicht über die einzelnen Plots und ihre Aufteilung in Parzellen (die Nummern sind Arbeitsnummern und geben nicht die Plotbezeichnung wieder).

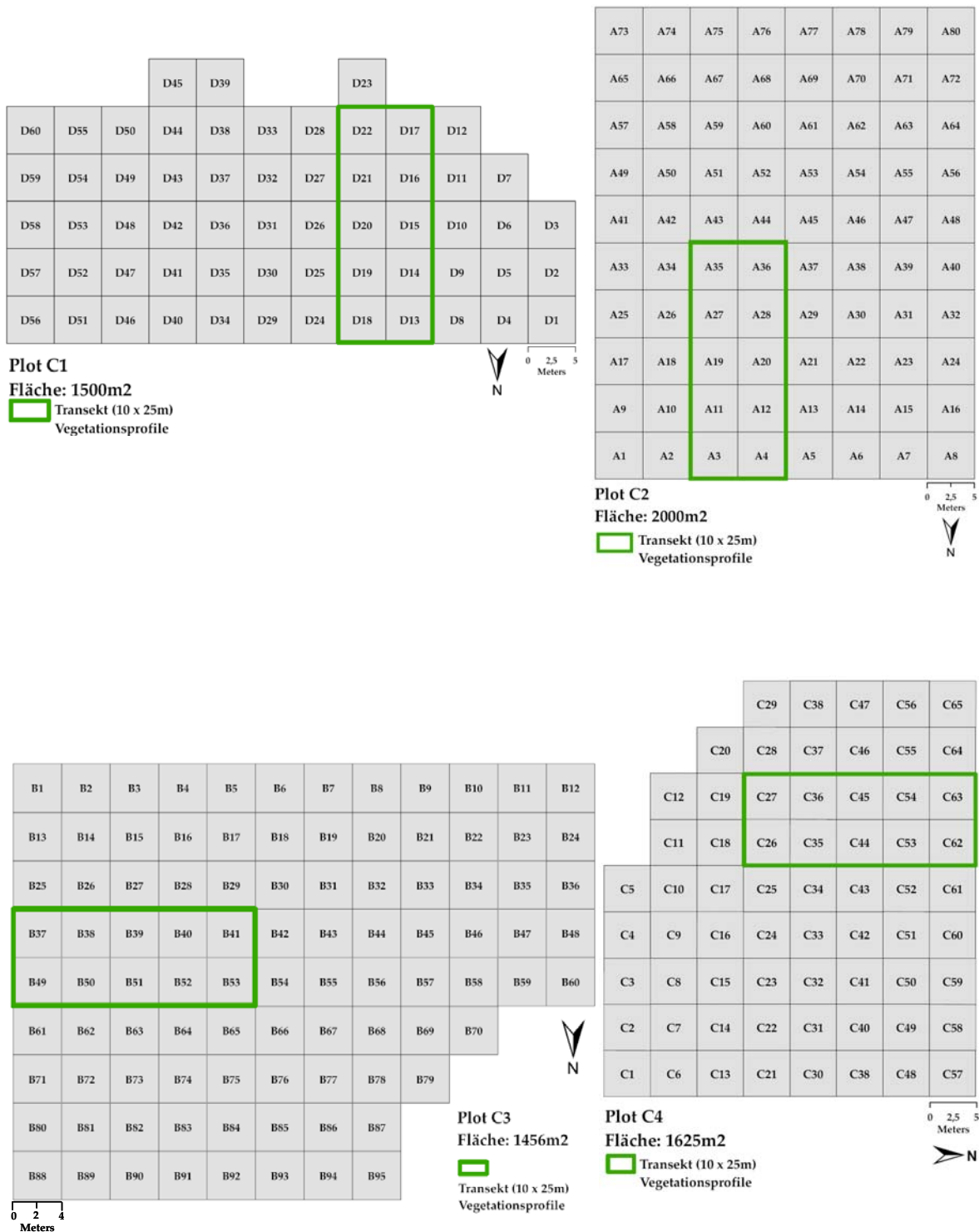


Abb. 7: Fortsetzung.

### 3.3. Vegetationsanalyse

#### 3.3.1. Struktur und Stratifikation der Vegetation

Für die Bestandsaufnahme in den 7 Plots und die Analyse der erhobenen Daten wurde die Vegetation vier pflanzlichen Lebensformen zugeordnet: Bäumen, Sträuchern, Kräutern und Lianen. Dazu wurden zum einen die Beschreibungen im „Catalogue of the vascular plants of Ecuador“ (Jørgensen and León-Yáñez 1999) herangezogen, aber auch der tatsächlichen Entwicklung der Pflanzen in den Plots Rechnung getragen. Ziel war eine möglichst getreue Darstellung und Interpretation der nur schwer erkennbaren Struktur bzw. Stratifikation der Sekundärwälder. Die Definition der einzelnen pflanzlichen Lebensformen erfolgte nach folgenden Kriterien:

- Bäume:** Alle Individuen mit einem verholzenden Stamm und mehr als 3m Höhe.
- Sträucher:** Alle Individuen kleiner als 3m, mit verholzenden oder teilweise verholzenden Achsen.
- Kräuter:** Alle Individuen mit krautige Stängel, die in der Regel kleiner als 1 m sind.
- Lianen:** Alle größeren Arten von Windern und Rankern.

### 3.4. Vegetationsprofile

Nach der Methode von {Mueller-Dombois und Ellenberg (1974), wurden maßstabsgetreue Grundrisse und Vertikalprofile von Transekten mit 10m Breite und 25m Länge erstellt, um strukturelle Unterschiede zwischen den untersuchten Sekundärwäldern festzustellen. Die abzubildenden Transekte wurden so ausgewählt, dass sie die charakteristischen Merkmale der einzelnen

Sekundärwälder möglichst gut erkennen lassen. Aus Gründen der Darstellbarkeit wurden nur Individuen mit mehr als einem Meter Höhe maßstabsgetreu in den Grundriss eingetragen. Die Rasterung beträgt 1 m<sup>2</sup>. Das Vertikalprofil zeigt alle entsprechenden Individuen des 10 m breiten Streifens, wobei die Lage der einzelnen Stämme bzw. Achsen in ein Koordinatensystem mit einem Raster von 1 m eingetragen und dann zeichnerisch maßstabsgetreu darstellt wurden.

Die endgültige zeichnerische Darstellung wurde von der Grafikerin Fabiola Rodas in Cuenca/Ecuador im Jahre 2005 gefertigt.

### 3.5. Die Vegetationsaufnahme: $\alpha$ -Diversität und Deckungsgrad

In jeder Parzelle wurde die  $\alpha$ -Diversität aller Gefäßpflanzenarten, also der Lebensformen: Bäume, Sträucher, Kräuter und Lianen aufgenommen und die flächenmäßigen Deckungsgrade in m<sup>2</sup> erfasst. Durch Summation der Deckungsgrade in den Parzellen wurde dann die Deckung für jede Art im gesamten Plot als Flächenprozentsatz berechnet und in die Braun-Blanquet Skala überführt.

Tabelle. 2: Braun-Blanquet Skala (1964)

Deckungsgrad/Häufigkeit	Skalenbezeichnung
75 - 100	5
50 - 75	4
25 - 50	3
10 - 25	2
5 - 10	1
< 5	+
< 1	r



### 3.6. Relative Dominanz und Relative Häufigkeit

In allen Pflanzengesellschaften der unterschiedlichen Schichten gibt es jeweils mehr oder weniger wichtige Arten. Die Gewichtung der Arten erfolgt nach ihrer Häufigkeit (Frequenz) und Bedeckung (Dominanz). Eudominate Arten beeinflussen ökologische Relevanz anderer Arten. Als Parameter für die Dominanz wurden die Relative Häufigkeit sowie der Deckungsgrad errechnet. Diesen Werten liegen folgende Funktionen zugrunde:

#### Dominanz:

$$D(Lf) = (C_i / A) * 100$$

$$Dr(Lf) = (C_i / \sum D) * 100$$

$D$  = Dominanz der Art  $i$ .

$C$  = Deckungsgrad in  $m^2$  der Art  $i$ .

$A$  = Gesamtfläche des Plots ( $m^2$ ).

$Dr$  (Relative Dominanz) = Anteil der Dominanz der Art  $i$  an der Gesamten Dominanz aller Arten in einem Stratum.

$Lf$  = Pflanzliche Lebensform.

$i$  = Art in einem Plot, 1.....n.

#### Häufigkeit:

$$F = (P_i / NP) * 100$$

$$Fr = (F_i / \sum F) * 100$$

$F$  = Häufigkeit.

$P$  = Anzahl der Parzellen in denen der Art  $i$  erscheint.

$NP$  = Gesamtzahl der Parzellen pro Plot.

$i$  = Art in einem Plot, 1.....n.

### **3.7. Pflanzenmaterial**

#### **3.7.1. Probensammlung**

Es wurden 3 bis 6 Duplikate von blühenden oder/und fruchtenden Exemplaren und nur ein Duplikat von sterilen Exemplaren gesammelt. Die Fundorte der Proben wurden verzeichnet und eine komplette Beschreibung ihrer ökologischen Ansprüche und morphologischen Merkmale wurde erstellt. Diese Information waren für die Artbestimmung in den verschiedenen Herbarien des Landes wichtig und wurden im Etikett Herbarbogens Exemplars angegeben.

Ein großer Teil der Pflanzen konnte nur im sterilen Zustand gesammelt werden, was die Bestimmung in den Herbarien enorm erschwerte; aus diesem Grund ist der Anteil der noch nicht sicher bis zur Art bestimmten Pflanzen hoch. Hinzu kommt noch die außerordentliche Diversität an Pflanzenarten, die Taxa angehören, die noch nicht oder nur teilweise für Ecuador beschrieben sind. Dies macht die adäquate Vegetationsanalyse besonders schwierig.

#### **3.7.2. Bearbeitung der gesammelten Exemplare**

Die gesammelten Exemplare wurden katalogisiert, mit den üblichen Angaben zu Fundort, Standort etc. versehen, photographiert (digitale, Film- und Diapositivbilder), eingescannt, und im Herbarium der Estación Científica San Francisco für die spätere Bestimmung deponiert.

### **3.8. Bestimmung der Arten**

Die Bestimmung der Arten wurde in den Herbarien LOJA (Universidad Nacional Loja) und der QCA (Pontífica Universidad Católica del Ecuador) durchgeführt. Dabei wurden folgende Bestimmungswerke benutzt:

Borchsenius et al. (1998): Manual to the palms of Ecuador.

Da Ribeiro et al. (1999): Flora da Reserva Ducke. Guia de identificacao das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazonia Central.

Gentry (1993): A field guide to the familias and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú)

Harling & Henderson (1973 – 2003): Flora of Ecuador. Vol. 1-68

Navarrete (2001): Helechos comunes de la amazonía baja ecuatoriana.

Zur Bestimmung wurde auch das digitale System „Visual Plants“ (Homeier & Dalitz, 2000) verwendet, das viele der in der RBSF vorkommende Arten enthält. Diese Datei wurde mit allen eigenen Digital- und Scannerbildern sowie alle gesammelten taxonomischen und ökologischen Daten der gesammelten Arten ergänzt. In seiner letzten Aktualisierung hatte Visual Plants 12000 Einträge über neotropische Pflanzen aus Südecuador und Nordwets-Costa Rica mit ihren taxonomischen und ökologischen Informationen.

### **3.9. Datenverarbeitung und statistische Auswertung**

Die Felddaten wurden zuerst in einer Microsoft Excel Datei verarbeitet. Sie wurden in einer einheitlichen Parzellenmatrix geordnet und gespeichert, wodurch sie dann für andere Programme nutzbar waren. Die Artenlisten der einzelnen Plots

und der Gesamtheit der untersuchten Sekundärwälder wurden mit Microsoft Access 2002 erzeugt.

Für die phytosoziologische Auswertung wurde aus der gesamten Artenliste eines Plots eine Anwesenheit-/Abwesenheit - Matrix für jede Parzelle erstellt und in das Programm PC-ORD for Windows 4.25 (McCune & Mefford) überführt. Für statistische Fragen und graphischen Darstellungen wurden die Programme SPSS 12.0 (2003), SigmaStat 3.1 (2004) und SigmaPlot 2000 for Windows 6.00 verwendet. Die digitalen Bilder der gesammelten Pflanzenarten, die Luftbildaufnahmen und die Profilzeichnungen wurden im Microsoft Photo Editor 3.0.2.3 (2000) und Adobe Photoshop 7.0 verarbeitet. Das Design der Darstellung der  $\beta$ -Diversität der einzelnen Parzellen eines Plots wurde mit ESRI® ArcMap™ 9.0 (2004) erstellt.

Die Parametrisierung der Anwesenheits-/Abwesenheits-Matrix für die Erstellung der zwei- und dreidimensionalen ISOMAP-Grafiken sowie die Arten-Akkumulations-Kurven wurden mit der Software MatLab 6.5 (R13) Programm („The Mathworks. Inc.“) am Lehrstuhl Ökologische Modellbildung der Universität Bayreuth erstellt (Mahecha 2006).

### **3.10. Datenauswertung**

Morphospecies, die keiner Gattung der Familie zugeordnet werden konnten wurden bei der Häufigkeitsbewertung von Familien und Gattungen natürlich nicht berücksichtigt.

Eine erste Analyse der Beziehung zwischen Präsenz einer Art und der Größe der Parzellenfläche deutete darauf hin, dass nur bei einer einheitlichen Fläche der

Parzellen ein Vergleich der Plots aussagekräftig ist (dies betrifft C3 gegenüber den übrigen Plots.) Aus diesem Grund wurden die Artenlisten der Parzellen des Plots C3 von der tatsächlich verwendeten 4 x 4m Matrix in ein virtuelles 5 x 5m Parzellensystem umgerechnet. Wenn eine der realen Parzellen den gleichen Ähnlichkeitsgrad zu allen umliegenden virtuellen 5 x 5m Parzellen aufwies, so wurden die Arten der Originalparzelle den neuen Parzellen nach dem Zufallsprinzip zugeteilt. Von den virtuell überlagerten 5 x 5m-Parzellen wurden nur solche verwendet, deren Fläche mindestens zu 50% von einer Originalsubparzelle gedeckt wurde. Der Vorgang zur Neuordnung der Arten nach dem Zufallsprinzip wurde deshalb 100 Mal wiederholt. Diese Neuberechnung der Parzellen von Plot C3 ergab eine Fläche von 1425 m<sup>2</sup> mit 194 Arten statt der ursprünglichen 1456 m<sup>2</sup> mit 206 Arten. Nun konnten auch die Analysen der Art-Flächen-Verhältnisse (Abschnitt 4.1.3.2) und die Ähnlichkeitsvergleiche zwischen den Plots (Abschnitt 4.1.5) unter Verwendung der resultierenden Artendiversität von C3 mit 5 x 5m-Parzellen, durchgeführt werden.

### 3.11. Alphadiversität und Parzellengröße

Das Verhältnis von Artendiversität und Parzellengröße als Maß der  $\alpha$ -Diversität wurde mit der Version Beta des Softwarepackets „Cuentero Ecológico“ („ecological store teller“) ermittelt. Dieses Programm bietet einfache Algorithmen für die Verarbeitung biogeografischer Daten. Die Funktion *species\_area\_rel.m* berechnet das Verhältnis von Arten einer Fläche, zu Arten anderer gleich großer Parzellen einer Matrix und erlaubt eine beliebige Iteration des Vorgangs. In dieser Arbeit stellt die Arten-Areal-Kurve (Abb. 21) den Durchschnitt einer 1000fachen Iteration dar, wobei von der Artenliste einer zufällig ausgewählten Parzelle, ausgehend, nur die neu hinzu kommenden Arten der

nächsten, übernächsten usw. Parzellen gezählt wurden. Der Vorgang wurde so lange wiederholt, bis alle Parzellen des Plots erfasst waren (Mahecha et al. 2006, in Review).

### 3.12. Die Beziehung der Diversität zu anderen ökologischen Parametern

Für den  $\alpha$ -Diversitätsvergleich der Plots wurde die Gesamtzahl der Arten zwischen den Plots und zwischen Plotpaaren mit dem Chi-quadrat-Test ( $\chi^2$ ) verglichen. Auf der Parzellenebene wurde der Median der Artenzahlen mit dem nichtparametrisches Verfahren zum Vergleich der Mittelwerte mehrerer Stichproben (Kruskal-Wallis Test: Analysis of Variance on Ranks) und seinem entsprechenden post-hoc Test verglichen, um die Signifikanz der Unterschiede zwischen den Gruppen zu bestimmen. Dieser Test wurde auch benutzt, um den Median der Ähnlichkeitswerte zu vergleichen.

Wegen der geringen Zahl an Variablen zur Bestimmung der Beziehung zwischen der  $\alpha$ -Diversität und dem Alter der Plots, unter den verschiedenen Diversitätsebenen, zwischen der Dominanz und der relativen Häufigkeit der einzelnen Lebensformen, wurde die Spearman-Rank Korrelation benutzt. Dazu wurden die Regressionen (Regressionsanalysen) an folgende Kurven angeglichen:

Linear:	$y=y_0+ax$
Quadratisch:	$y=y_0+ax+bx^2$
Kubisch:	$y= y_0+ax+bx^2+cx^3$
Logarithmisch:	$y= y_0+a\ln x$
Logarithmisch III Ordnung:	$y= y_0+a\ln+b(\ln x)^2+c(\ln x)^3$
Invers:	$y=y_0+(a/x)$

Die Signifikanz der verschiedenen statistischen Testergebnisse wurde nach folgenden Signifikanzniveaus beurteilt:

Keine Signifikanz:	$p > 0,05$
Geringe Signifikanz:	$p \leq 0,05$ *
Signifikant:	$p \leq 0,01$ **
Hochsignifikant:	$p \leq 0,001$ ***

### 3.13. $\beta$ -Diversität

Anhand der  $\beta$ -Diversität ist es möglich, die Ähnlichkeit in der floristischen Zusammensetzung zwischen zwei Habitaten zu bestimmen und Verteilungsmuster der Arten zu erkennen. Deshalb ist die Untersuchung dieses Parameters auf der Ebene sowohl der Plots als auch der Parzellen wichtig.

Das Ranking der Ähnlichkeit („S“) zwischen den Plots und die Analyse der  $\beta$ -Diversität im Vergleich seiner Parzellen wurden anhand zweier Ähnlichkeitsindices, dem Jaccard- Index und dem Soerensen-Index nach folgenden Gleichungen bestimmt::

Jaccard:

$$S = \frac{a}{a + b + c}$$

Soerensen:

$$S = \frac{2a}{2a + b + c}$$

Die Gesamtzahl der Arten an beiden Orten ist  $a$ ,  $b$  ist die Zahl der Arten, die nur in der Parzelle b vorhanden sind und  $c$  entsprechend die Zahl der Arten, die nur in der Parzelle c vorkommen.

Auf der Plotebene wurde die Ordination im ISOMAP anhand der Jaccard-Distanzwerte zwischen den Parzellen vorgenommen. Weitere Details über die Methode findet man in Tenenbaum et al. (2000), Mahecha, (2006), Mahecha (2006, in Review). Auf der Parzellenebene wurden die Ähnlichkeitswerte nach dem Sørensen-Index berechnet und entsprechend graphisch dargestellt (s. Abbildungen 40).

### **3.14. Visualisierung der $\beta$ -Diversität**

Diese neue Methode der Visualisierung der  $\beta$ -Diversität erleichtert die Erkennung von räumlichen Verteilungsmustern der Vegetation. Entsprechend wurden die Vegetationsdiagramme der Plots anhand des 'Ähnlichkeitsindex' nach Sørensen (Sørensen, 1948) zwischen allen Parzellen des Plots erstellt. Dafür wurde diejenige Parzelle mit der größten  $\alpha$ -Diversität als Referenz genommen und die Ähnlichkeit zum Rest der Parzellen berechnet.

In den Diagrammen (Abb. 40) ist die Ähnlichkeit mit der Referenzparzelle durch eine Farbenskala (Grüntöne) ausgedrückt. Die Ähnlichkeit der Nachbarparzellen untereinander, die die räumliche Heterogenität/Homogenität erkennen lässt ist durch entsprechende, verschieden große orange Kreise dargestellt.



## 4. Ergebnisse

Der Luftbildausschnitt aus dem oberen San Francisco-Tal (Abb. 8), zeigt ein Mosaik von Waldinseln, kleinen Feldern, bewirtschafteten und aufgegebenen Weiden, und Aufforstungen im mittleren und unteren Bereich der linken Talseite sowie den ursprünglichen Wald rechts des Flusses. Die untersuchten insgesamt 7 Plots von Sekundärwäldchen befinden sich auf beiden Talseiten. Sie wurden je nach Lage bzw. Störungstyp mit Initialen gekennzeichnet (s. Tabelle. 1): C für Camino Canal, den Weg entlang des Wasserkanals, F für Feuer und D für Murgang („Derumbe“).

Die Nutzungs- und Managementgeschichte der Flächen und der Typ der Störung in jedem der untersuchten Areale wurden anhand von Luftbildern aus den Jahren 1962, 1976, 1989 und 2003 (Nr. 3.2.2 Abb. 5) und durch Interviews mit dem Finqueros rekonstruiert.

Die Untersuchung der 7 Sekundärwäldchen erfolgte im Hinblick auf ihr Alter, den Störungstyp, und ihre floristischen und strukturellen Merkmale, wobei interpretatorische Erkenntnisse, wie z.B. Sukzessionsstadien vor allem durch den Vergleich der einzelnen Wäldchen (Plots) gewonnen wurden. Dieser Vergleich basiert auf einer phytosoziologischen Ähnlichkeitsanalyse, sowohl der (Sub)Parzellen eines Plots als auch der Plots untereinander. (Kap. 3). Grundlage dieser Ähnlichkeitsanalysen war die  $\beta$ -Diversität der verglichenen Flächen (Kap. 4). Dabei ging man von der Voraussetzung aus, dass Sekundärwälder grundsätzlich Regenerationsstadien des ursprünglichen Naturwalds darstellen.

Obwohl das Alter der Wälder nicht auf das Jahr genau bestimmt werden konnte, ergibt der Vergleich der floristischen Zusammensetzung und der Vegetationsstrukturen unter

Berücksichtigung der ökologischen Randbedingungen Hinweise auf den Verlauf der jeweiligen Sukzession. Hierbei muss allerdings berücksichtigt werden, dass in einem als Sekundärwald identifizierter Wald die Ausprägung definierter Sukzessionsstadien nicht mehr sehr deutlich ist, was auch mit den von verschiedenartigen Störungen ausgelösten unterschiedlichen Sukzessionsverläufe zusammenhängen kann.

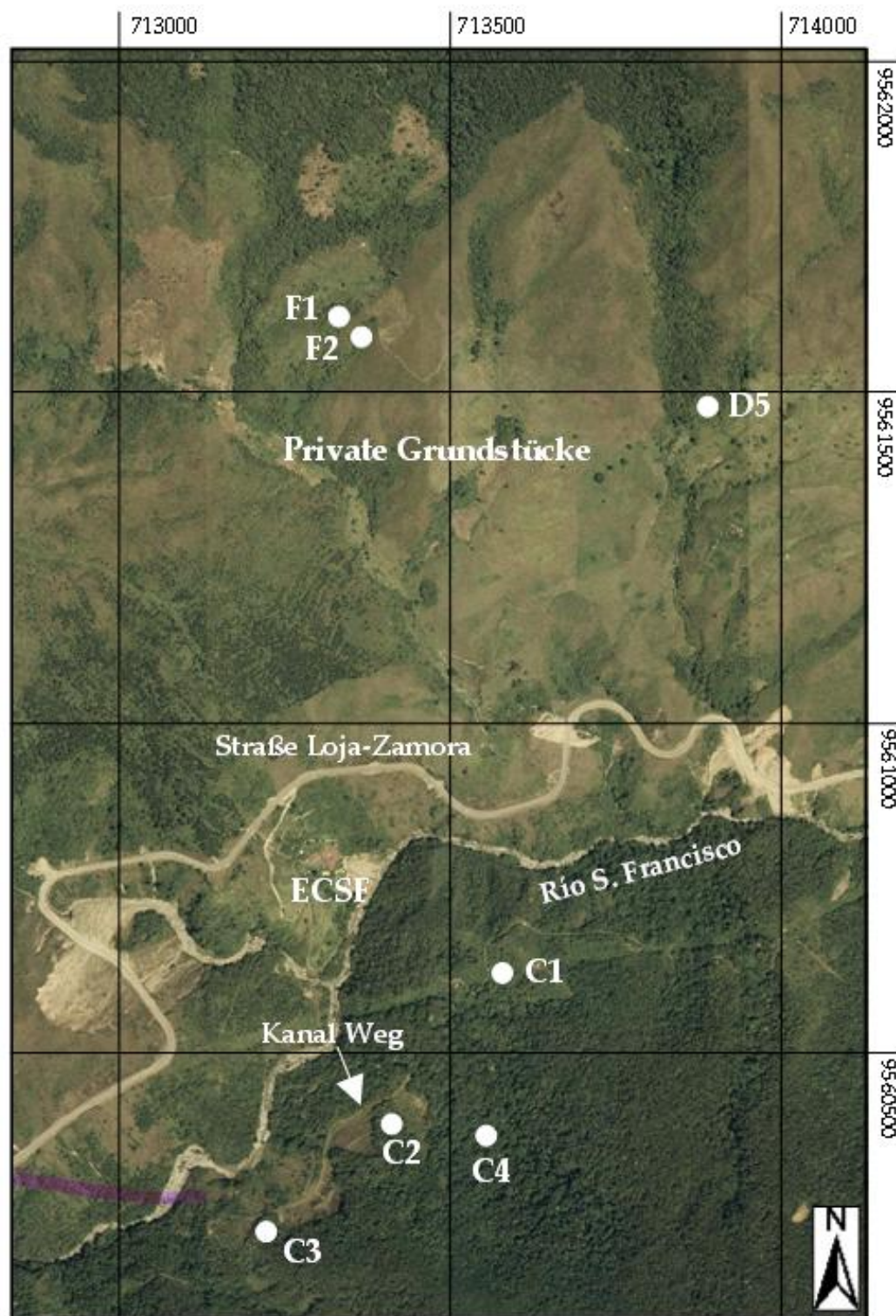


Abb. 8: Luftbildausschnitt des Untersuchungsgebiets, in dem die Lage der 7 Sekundärwäldchen (Plots) markiert ist (Luftbildaufnahme 2003, Universität Düsseldorf. UTM Koordinaten, WGS84, Original-Maßstab 1:50000). Die Plots C1, C2, C3, und C4 befinden auf dem Areal der Reserva Biológica San Francisco. Die Plots D5, F1 und F2 liegen auf dem Gelände benachbarter, in Privatbesitz befindlicher Fincas.

## 4.1. Die Biodiversität der Sekundärwälder Floristische

### Zusammensetzung:

#### 4.1.1. Alpha-Diversität und Lebensformen in den 7 Sekundärwäldchen

In den 7 untersuchten Wäldchen mit einer detailliert analysierten Gesamtfläche von ca. 1.5 ha wurden 99 Pflanzenfamilien, 186 Gattungen und 779 Arten von Bäumen, Sträuchern, Kräutern und Lianen verzeichnet. Davon waren 130 Gattungen und 518 Arten Dikotyledonen, 36 Gattungen und 130 Arten Monokotyledonen, 19 Gattungen und 62 Arten Pteridophyten und nur eine Gattung mit 1 Art (*Podocarpus oleifolius*) gehört der Gruppe der Gymnospermen an (Abb. 9).

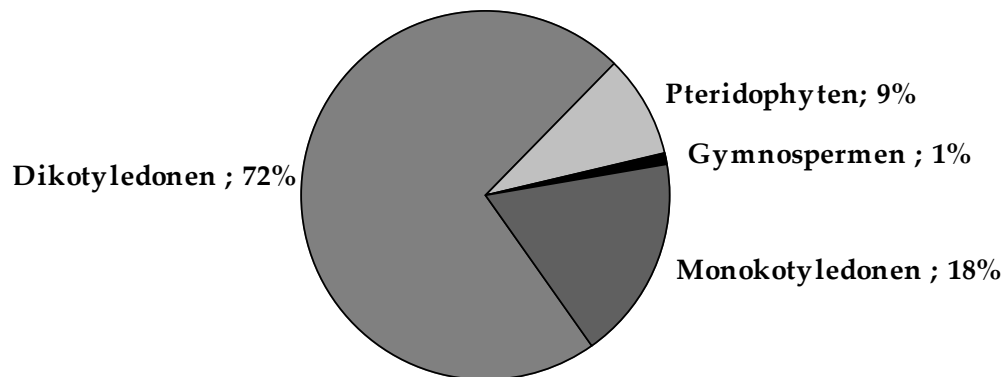


Abb. 9: Zusammensetzung des Artenspektrums von Gefäßpflanzen in den 7 untersuchten Sekundärwäldern.

Bis zur Art sicher bestimmt werden konnten 140 Aufsammlungen (18%), mit hoher Wahrscheinlichkeit bis zur Art bestimmt weitere 25 (3%). Sicher bis zur Gattung konnten weitere 333 (43%) der gesammelten Exemplare identifiziert werden, während für 213 Arten (27%) nur die Familienzugehörigkeit ermittelt werden konnte. 68 vermutete Arten (9%) konnten bisher überhaupt nicht identifiziert werden. Tabelle 1

(Anhang 1) des Anhangs zeigt die gesamte Aufsammlung mit den entsprechenden Registrierungsnummern.

Hinsichtlich der pflanzlichen Lebensformen in den 7 Wäldchen zeigen die Bäume die höchste Biodiversität: Sie repräsentieren 30% der Arten (37% der Gattungen und 46% der Familien). Danach folgen Kräuter mit 28% der Arten, Sträucher (26%) und schließlich die Lianen mit 14 % der Arten (Tabelle 3 ).

Tabelle. 3: Floristische Diversität der den vier Lebensformen zugeordneten Pflanzen der 7 Sekundärwälder, die mindestens bis zur Familie bestimmt werden konnten (nicht bestimmbar waren 4 Baumarten, 24 Sträucher, 30 Kräuter und 10 Lianen).

<b>Lebensformen</b>	<b>Familie</b>	<b>Gattung</b>	<b>Art</b>
Bäume	46	70	213
Sträucher	26	49	189
Kräuter	36	58	205
Lianen	22	26	104

Im Gegensatz zum Artenspektrum (s.u.) war das Spektrum der Familien in den 7 Plots sehr ähnlich (Abb. 10). Die höchste Artenvielfalt zeigten die Asteraceen (86 Arten = 11%), Melastomataceen (71 Arten = 9%), Piperaceen (42 Arten = 5%), Araceen (41 Arten = 5%) und Lauraceen (37 Arten = 4%). Die restlichen 41 Familien waren mit jeweils nur einer Art vertreten (Abb. 11).

Die 5 Gattungen mit der größten Artendiversität waren: *Anthurium* (31 Arten = 4%, Araceae), *Mikania* (26 Arten = 3%, Asteraceae), *Piper* (25 Arten = 3%, Piperaceae), *Peperomia* (17 Arten = 2%, Piperaceae) und *Miconia* (14 Arten = 2%, Melastomataceae). Die restlichen 117 Gattungen waren nur mit jeweils einer Art vertreten (Abb. 11).

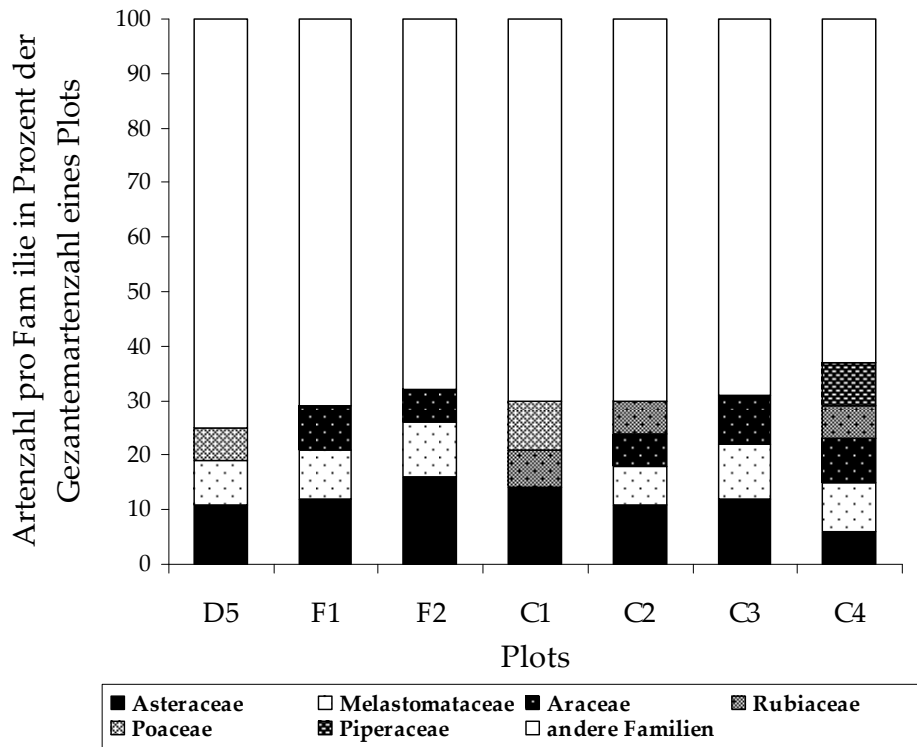


Abb. 10: Die hinsichtlich der Artendiversität der einzelnen Plots wichtigsten Pflanzenfamilien (mit einem Anteil > 5% am Artenspektrum).

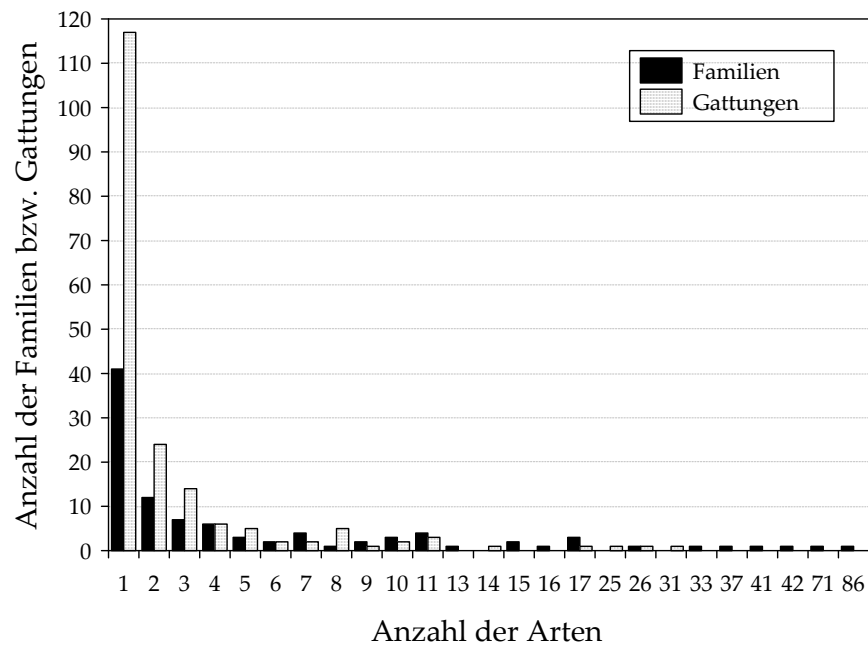


Abb. 11: Die pflanzliche Diversität der 7 Sekundärwäldchen, ausgedrückt als Artenzahl pro Familie bzw. Gattung.

Von den 779 verzeichneten Arten wurden nur 10 (1,3 %) in allen 7 Plots nachgewiesen (Abb. 12), 2% der Arten traten in 6 Plots auf, ein Fünftel der Arten wurden mindestens in 2, höchstens aber in 5 der Wäldchen, und drei Viertel der Arten wurden nur in einem Plot verzeichnet. Von den 10 Arten, die in allen Wäldchen auftreten, erwiesen sich 9 als die hinsichtlich Häufigkeit und Dominanz bedeutendsten.

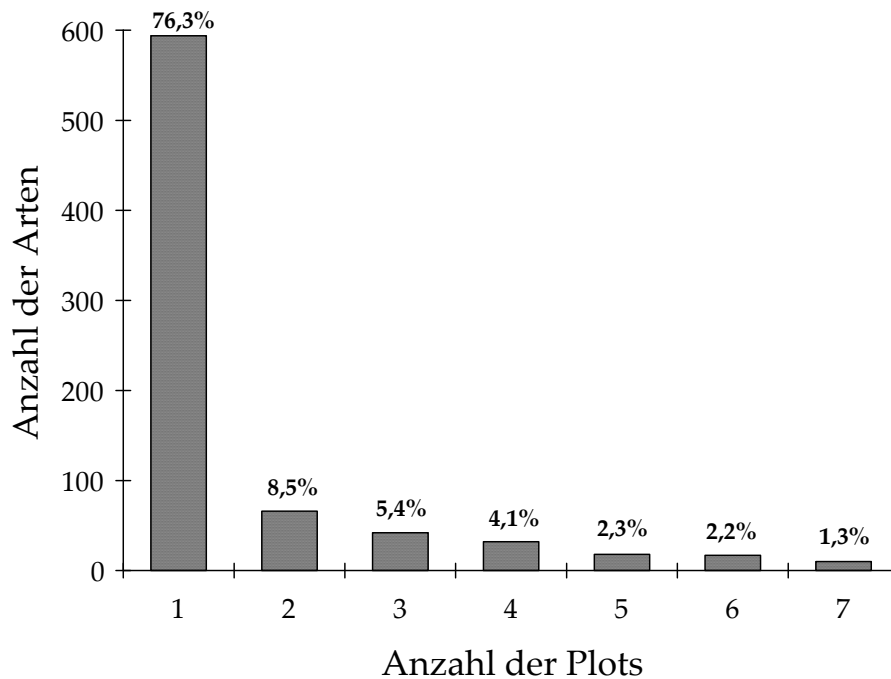


Abb. 12: Verteilung der Gefäßpflanzen-Arten auf die 7 untersuchten Plots.

Abbildung 13 zeigt die 3 Arten mit den jeweils höchsten Dominanz bzw. Häufigkeitswerten für die 4 pflanzlichen Lebensformen. Allerdings sind es nicht immer dieselben Arten, so dass ggf. auch mehr als 3 Arten für die einzelnen Plots ausgewiesen werden mussten. Hinsichtlich der Dominanz überschritt keine der restlichen Arten eines Plots den 25%-Wert. Diese verteilen sich auf folgende Lebensformen: Sträucher: *Chusquea spec.1* (Poaceae), *Pteridium arachnoideum* (Dennstaedtiaceae), *Ageratina*

*dendroides*, *Baccharis latifolia* (Asteraceae) und *Rubus floribundus* (Rosaceae). Kräuter: *Liabum igniarum* (Asteraceae) und *Asplundia* sp1 (Cyclanthaceae). Bäume: *Viburnum obtectum* (Caprifoliaceae) und *Myrica pubescens* (Myricaceae). Die letztgenannten beiden Arten dominieren allerdings nur in 2 Plots, nämlich C1 und D5, welche sich als die jüngsten Sekundärwaldstadien erwiesen.



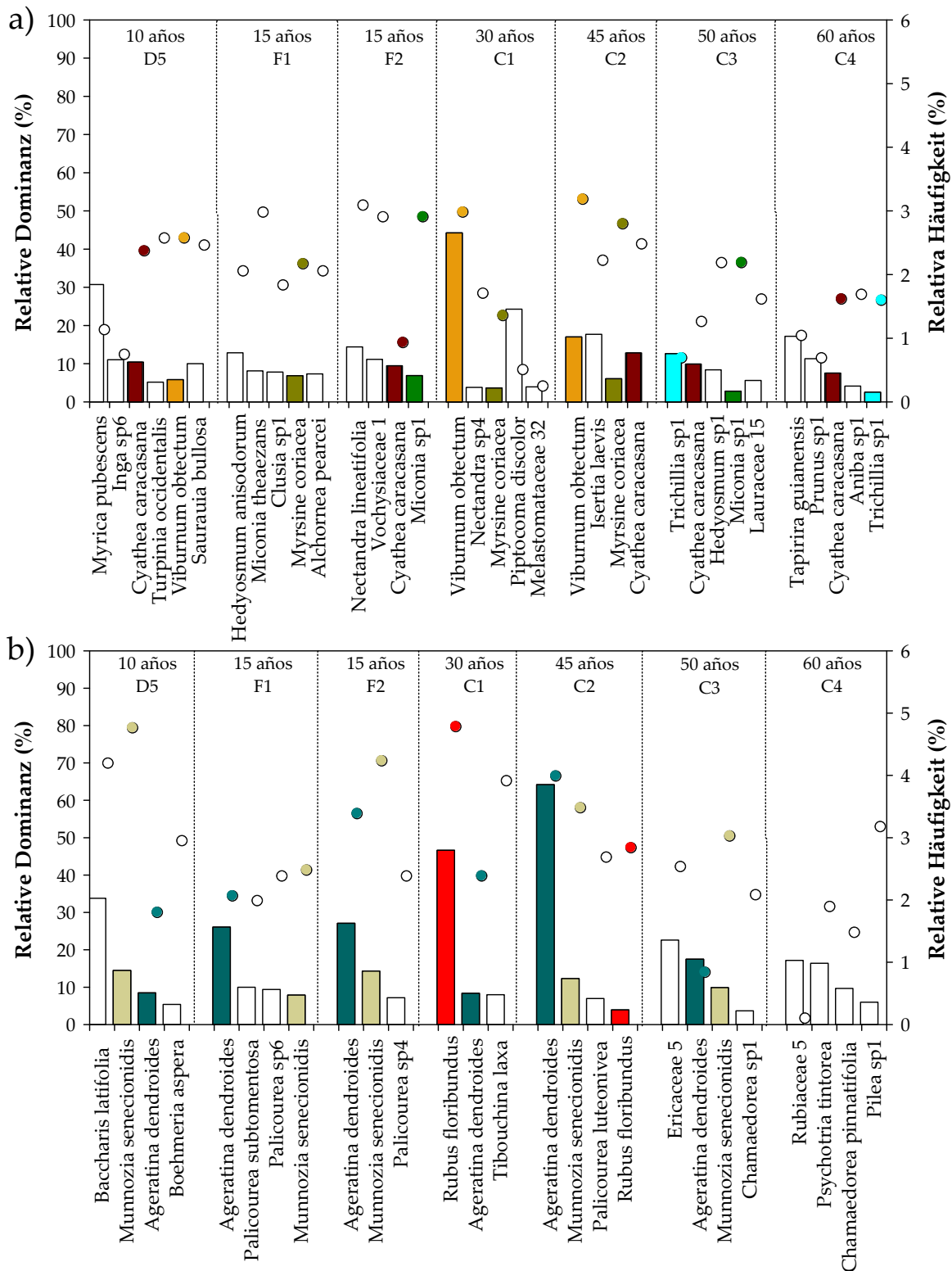


Abb. 13: Relative Häufigkeit (Kreise) und relative Dominanz (Säulen) der 3 ersten Arten von: a) Bäumen, b) Sträuchern, c) Kräutern und d) Lianen, in den Untersuchungsplots. Die Farben geben die Arten, die in mindestens zwei Plots präsent sind, an.

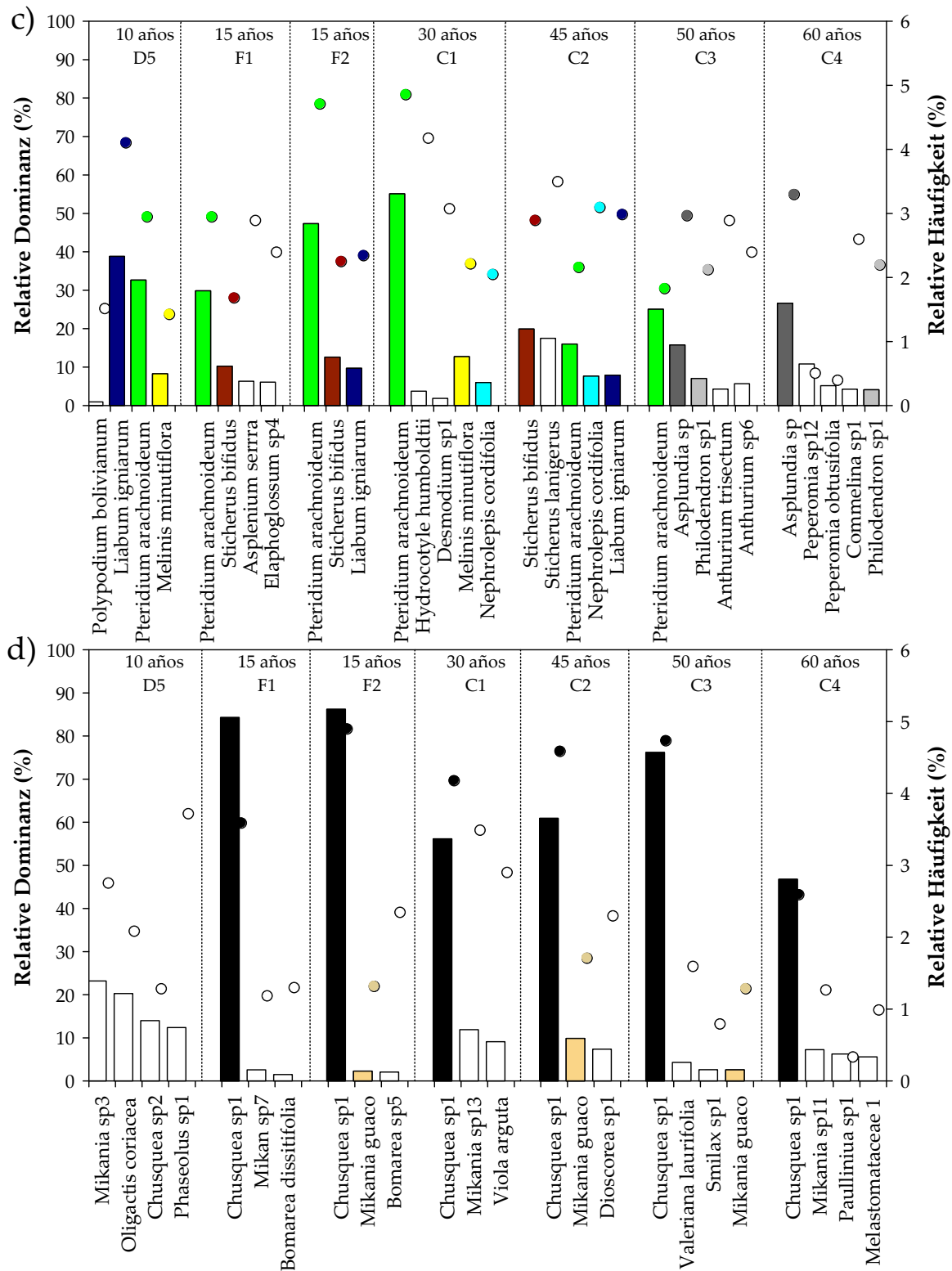


Abb. 13: Fortsetzung.

#### 4.1.2. Der Einfluss der Art der Störung auf die Biodiversität der Gefäßpflanzen

##### Floristische Charakterisierung der Sekundärwälder nach Störungstyp.

In diesem Teil wird eine allgemeine Charakterisierung der Vegetation der untersuchten Plots vorgenommen. Parameter der Charakterisierung sind die floristische Zusammensetzung und die Vegetationsstruktur. Zum Vergleich der Plots werden jeweils diejenigen Arten hervorgehoben, die hohe Werte der relativen Häufigkeit und Dominanz erreichen und in einer homogenen Pflanzendecke als **Charakterarten** gelten könnten, aber auch solche, die nur in einem Plot angetroffen wurden und entsprechend als **Differentialarten** dienen könnten. Bei einer gestörten, sehr heterogenen Vegetation kann es sich dabei aber nicht um echte Charakter- und Differentialarten handeln, sondern nur um Arten, die für ein bestimmtes Sukzessionsstadium, vielleicht auch für einen bestimmten Typ der Störung typisch sind..

##### 4.1.2.1. Sekundärwald auf einem Murgang

Das Wäldchen in dem der Plot D5 liegt, stockt auf der Flanke eines tief von einem Bach eingeschnittenen Murgangs, der in einer Schlucht niedergegangen ist. Dieser Murgang dürfte nach Auskunft der Bevölkerung nicht viel älter als 10 Jahre sein. Damit ist dieser Wald (Kap. 3.2.2) der jüngste der 7 untersuchten Sekundärwälder. Durch die Lage in der Schlucht und die Nähe des Baches herrscht dort ein besonders feuchtes Mikroklima.

##### 4.1.2.1.1. Der Plot D5

Als jüngster der untersuchten Sekundärwälder weist der Plot D5 noch kein geschlossenes Kronendach auf. Die höchsten Bäume erreichten gerade einmal 8 m (*Myrica pubescens*, Abb. 14). Somit war für diesen Plot die durchschnittlich 1,5 m hohe

Strauch- und Krautschicht besonders charakteristisch. Charakterarten hinsichtlich der relativen Dominanz (30% und mehr, Abb. 13) sind: *Liabum igniarum*, *Baccharis latifolia* (Asteraceae) und *Pteridium arachnoideum* (Pteridaceae). Da der Plot D5 zumindest auf einer Seite an häufiger abgebrannten Wirtschaftsland grenzt, ist die Dominanz des Brandzeigers *Pteridium* (Adlerfarn) nicht verwunderlich. Im Bezug auf die relative Häufigkeit waren die Sträucher *Munnozia senecionidis* und *Boehmeria aspera* (Urticaceae) und die Liane *Phaseolus* sp1 (Fabaceae) die hervortretenden Arten.

Die wichtigsten Vertreter der Baumschicht waren: *Viburnum obtectum* (Caprifoliaceae), *Turpinia occidentales* (Staphyleaceae) und *Saurauia bullosa* (Actinidiaceae). Da *Myrica pubescens* (Myricaceae) und der Bambus *Rhipidocladum* (Poaceae) nur in diesem Plot verzeichnet wurden, könnten sie Differentialarten für einen ganz junges Stadium eines neu aufgewachsenen Sekundärwald sein.

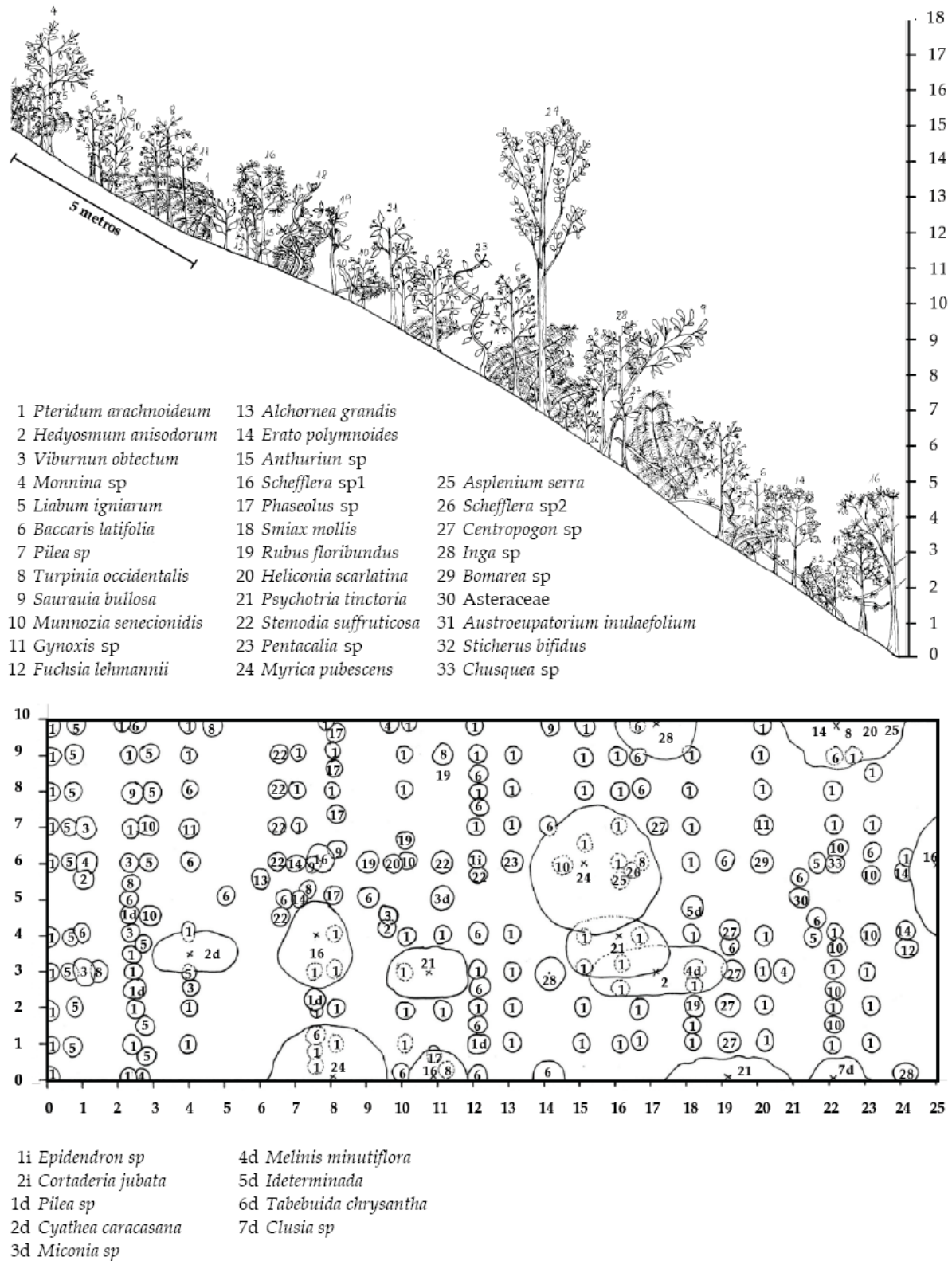


Abb. 14: Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen Transekts im Plot D5. Mit einer Ausnahme sind alle vorgefundenen Arten zumindest bis zur Familie identifiziert.

#### 4.1.2.2. Sekundärwälder auf Brandflächen

Die Sekundärwäldchen der Plots F1 und F2 haben sich aus einem ehemaligen Schluchtwald auf der Nordseite des San Francisco-Tals entwickelt. Nach der Luftbildserie und den Aussagen des Landbesitzers wurde der Wald in dem ganzen Areal vor 15 Jahren brandgerodet (Kap. 3.2.2). F1 und F2 stellen inselartige Restwälder dar, mit Baumindividuen die zwar vom Feuer geschädigt wurden, aber den Brand überlebt haben. Daneben finden sich auch zahlreiche verkohlte Stämme. Diese Waldinseln wurden wegen der Steilheit des Geländes nicht wie die umliegenden Flächen in Weideland umgewandelt (das teils schon wieder aufgegeben wurde), so dass sich der Wald dort wieder seit 15 Jahren regeneriert. Er stellt ein relativ frühes Sukzessionsstadium dar, mit überlebenden Komponenten des ursprünglichen Waldes und einem erheblichen Unkrauteintrag aus den nicht nachhaltig bewirtschafteten Weidenflächen ringsumher (Abb. 8).

##### 4.1.2.2.1. Der Plot F1

Der Sekundärwald von Plot F1 hat die größte Diversität an Gefäßpflanzenarten (217) unter allen untersuchten Plots (Abb. 21). Die Mehrzahl der Arten sind Bäume (32%), strauchige und krautige Lebensformen steuern je 25%, Lianen 15% zum Artenspektrum bei (Abb. 24). Ach hier sind die Asteraceen, Melastomataceen und Araceen die artenreichsten Familien (Abb. 10).

Die Strauchschicht ist wegen des hohen Bambusanteils (*Chusquea spec.1*) von 84% Deckung (Abb. 13) fast undurchdringlich. Diese teils in einem dichten Schößlingsrasen strauchig wachsende, teils als Liane das Geäst der Bäume durchdringende Art verwischt die Schichtgrenzen der Vegetation. Vermutlich wegen des jungen Alters des Sekundärwaldes sind die Bäume kaum höher als 8 m (Abb. 15). Der Randbereich des

Plots wird vom Adlerfarn *Pteridium arachnoideum* (Dennstaedtiaceae) und von *Ageratina dendroides* (Asteraceae) besiedelt, beides Arten, welche die aufgelassenen Weideflächen dominieren (Hartig and Beck 2003).

Andere häufige Arten sind der Farn *Asplenium serra* (Aspleniaceae), die strauchige *Munnozia senecionidis* (Asteraceae) sowie die Bäume *Miconia theaezans* (Melastomataceae), *Myrsine coriacea* (Myrsinaceae), *Alchornea pearcei* (Euphorbiaceae) und die schwach dominierende *Hedyosmum anisodorum* (Chloranthaceae) (Abb.13). Neben der teils als Liane wachsenden *Chusquea* spec. 1 ist die auffallend blühende *Bomarea dissitifolia* (Bommaraceae) häufig, vor allem dort, wo die Vegetation noch niedrig ist und Farne und Sträucher dominieren.

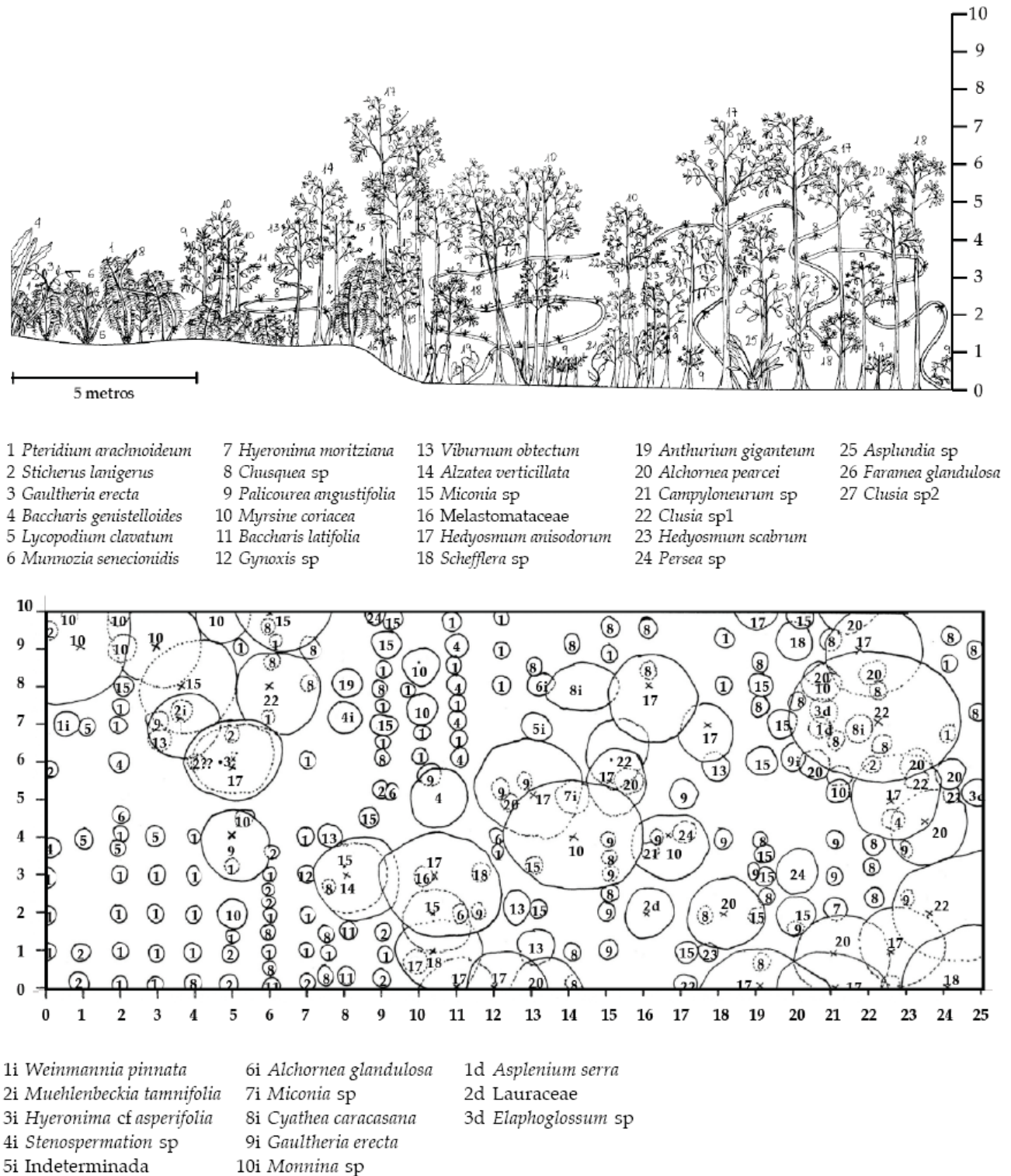


Abb. 15: Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen Transekts im Plot F1. Wie die Abb. 3 (Methoden) zeigt handelt es sich um ein quer zum Hang angelegtes Profil, in dem die Steilheit des Geländes nicht zum Ausdruck kommt. Mit einer Ausnahme sind alle vorgefundenen Arten zumindest bis zur Familie identifiziert.



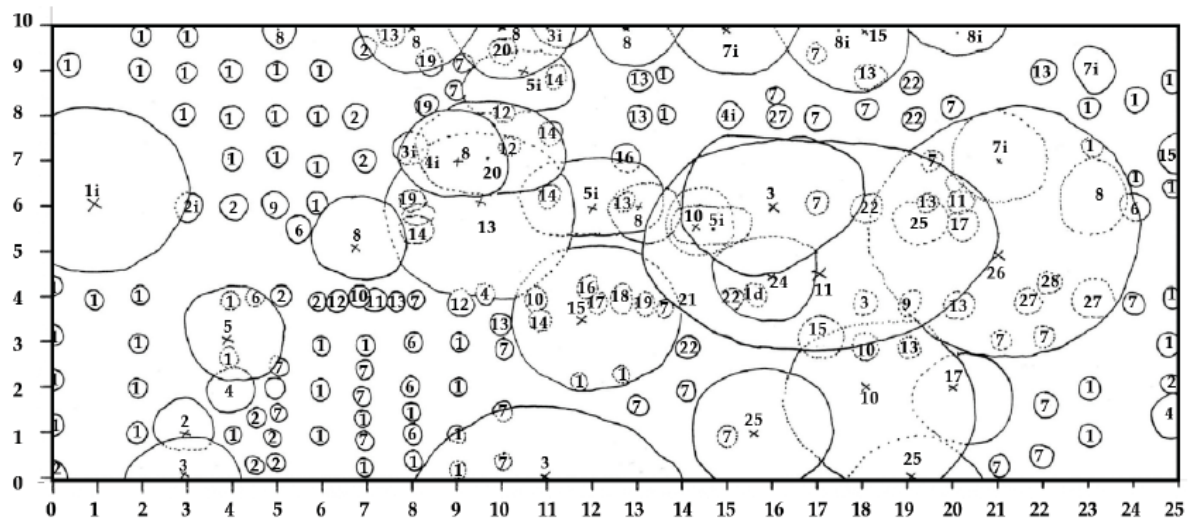
#### 4.1.2.2.2. Der Plot F2

Plot F2 ist nur durch eine Scheise von Plot F1 getrennt, aber die Geländeeigenschaften unterscheiden sich insofern voneinander, als der Schluchtcharakter noch deutlicher zum Ausdruck kommt (Abb. 8). Hinsichtlich der Geschichte bzw. Entstehung sind beide Plots jedoch identisch: Auch F2 ist ein ca. 15 Jahre altes Regenerationsstadium eines von Feuer geschädigten Schluchtwaldes. Der Anteil bis 10 m hoher Bäume ist größer als in F1, wodurch sich eine schwach ausgeprägte Stockwerksgliederung erkennen lässt.

Im Plot F2 wurden 174 Arten verzeichnet, von denen 30% Bäume, 29% Sträucher, 26% Kräuter und 15% Lianen waren (Fig. 24). 32% der Arten in dieser Parzelle kommen aus den 3 Familien: Asteraceae, Melastomataceae und Araceae (Abb.10). Wie Plot F1, ist auch F2 von *Chusquea spec.1* dominiert (86% Deckungsgrad, Abb. 13), die jedoch hier häufiger als Liane in der Baumschicht wächst (10 m, Abb. 16). Infolge des jungen Alters dieses Wäldchens ist das Kronendach noch lückig und die kleinen Lichtungen sind dicht mit Adlerfarn bewachsen. In der Krautschicht und Strauchschicht wird wiederum von den Asteraceen *Munnozia senecionidis* und *Ageratina dendroides* dominiert. Das Baumstockwerk wird hauptsächlich von 4 Arten gebildet, nämlich *Nectandra lineatifolia* (Lauraceae), ein nicht identifizierter Vertreter der Familie Vochysiaceae, einer *Miconia*-Art („spec.1“, Melastomataceae) und einem Baumfarn (*Cyathea caracasana*), die allerdings alle unter 15% relativer Dominanz bleiben (Abb. 13).



- |                                 |                                   |                                  |                               |
|---------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
| 1 <i>Pteridium arachnoideum</i> | 8 <i>Myrsine coriacea</i>         | 15 <i>Hedyosmum anisodorum</i>   | 22 <i>Anthurium trisectum</i> |
| 2 <i>Baccharis latifolia</i>    | 9 <i>Anthurium cf. chamulense</i> | 16 <i>Elaphoglossum</i> sp       | 23 <i>Stenospermation</i> sp  |
| 3 <i>Alchornea pearcei</i>      | 10 <i>Alchornea glandulosa</i>    | 17 <i>Nectandra lineatifolia</i> | 24 <i>Persea</i> sp           |
| 4 <i>Schefflera</i> sp          | 11 <i>Viburnum obtectum</i>       | 18 <i>Faramea glandulosa</i>     | 25 <i>Nectandra</i> sp        |
| 5 <i>Weinmannia elliptica</i>   | 12 <i>Campyloneurum</i> sp1       | 19 <i>Asplenium serra</i>        | 26 <i>Prunus</i> sp           |
| 6 <i>Munnozia senecionidis</i>  | 13 <i>Palicourea angustifolia</i> | 20 <i>Myrcia</i> sp              | 27 <i>Anthurium giganteum</i> |
| 7 <i>Chusquea</i> sp            | 14 <i>Campyloneurum</i> sp2       | 21 <i>Nectandra</i> sp           | 28 <i>Viburnum</i> sp         |



- |                              |                               |
|------------------------------|-------------------------------|
| 1i <i>Myrica pubescens</i>   | 6i <i>Myrtaceae</i>           |
| 2i <i>Mikania</i> sp         | 7i <i>Lauraceae</i>           |
| 3i <i>Clusia</i> sp          | 8i <i>Cecropia polyplebia</i> |
| 4i <i>Weinmannia pinnata</i> |                               |
| 5i <i>Cyathea caracasana</i> |                               |

Abb. 16: Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen horizontalen Transekts im Plot F2. Alle vorgefundenen Arten konnten zumindest bis auf Familienebene identifiziert werden.

#### **4.1.2.3. Sekundärwald auf mechanisch gerodeten Flächen**

Die vier, am Camino canal untersuchten Sekundärwäldchen sind entsprechend der Luftbildanalyse unterschiedlich alt, können also im Sinne einer unechten Zeitreihe verschiedene Sukzessionsstadien des Sekundärwaldes darstellen, vorausgesetzt dass Boden, Mikroklima und Art der Störung ähnlich sind. Diese Voraussetzungen scheinen für die Plots C1 bis C4 im Großen und Ganzen erfüllt zu sein. Es handelt sich um 4 Wäldchen auf der Talsüdseite, alle in ca. 2000m über N.N. auf topographisch ähnlichem Gelände gelegen, und alle natürliche Regenerate auf vom „ungestörten“ Wald umgebenen verhältnismäßig kleinen Kahlschlagflächen. Der Grund der Rodung war der Bau bzw. die Verlegung des Wasserzuleitungskanals zum Elektrizitätswerk San Ramon, die Anlage eines Versorgungsweges für diesen Kanal und die Errichtung einer Überlandleitung. Feuer wurde allem Anschein nach nur auf einer kleinen Fläche des Plots C1 verwendet (Kap. 3.2.2). Damit unterscheiden sich die Plots C1 bis C4 grundsätzlich von den Plots F1 und F2.

##### **4.1.2.3.1. Der Plot C1**

Die Vegetation des Plots C1 entwickelt sich seit ungefähr 30 Jahren auf einer Fläche, die vermutlich öfters als einmal gerodet wurde und zwischenzeitlich auch eine Finca beherbergte. Die Reste des Gebäudes konnten noch lokalisiert werden; vermutlich wurde zur Pflege der Weideflächen auch Feuer verwendet. (Abb. 5). Die zwischenzeitliche landwirtschaftliche Nutzung der Fläche mag für die für einen Sekundärwald eher geringe pflanzliche Diversität verantwortlich sein, die mit 155 Arten deutlich unter der der übrigen untersuchten Plots liegt. (Abb. 21). Die Lebensform mit der höchsten Artendiversität sind die krautigen Pflanzen (37%), gefolgt von den Bäumen (18%). (Abb. 24).

Die drei artenreichsten Familien sind die Asteraceen, Poaceen und Rubiaceen, die fast 30% der Arten dieses Plots stellen (Abb. 10). Die sehr dichte Kraut- und Strauchschicht ist niederwüchsig und überragt 1,5m nur selten. In dieser Schicht dominiert der Adlerfarn *Pteridium arachnoideum* (ein Hinweis auf die frühere Verwendung von Feuer) mit einer Deckung von 55% des Areals, darüber der Strauch *Rubus floribundus* (Rosaceae) mit einer Deckung von 47% und wiederum darüber der Bambus *Chusquea* spec.1 (Poaceae) mit einer Deckung von 56%. In der Baumschicht dominiert *Viburnum* cf *obtectum* aus der Familie der Caprifoliaceae (Abb. 13).

Weitere charakteristische Arten sind die Kräuter: *Hydrocotyle humboldti* (Apiaceae) und *Desmodium* spec.1 (Fabaceae), die Sträucher *Tibouchina laxa* (Melastomataceae), die Lianen *Viola arguta* (Violaceae) und *Mikania* spec. 13 (Asteraceae) und die Bäume *Nectandra* spec.4 (Lauraceae) und *Myrsine coriacea* (Myrsinaceae). Als größter Baum mit einer hohen Deckung und relativen Dominanz aber geringen Häufigkeit (~0,5%) erwies sich die Asteracee *Piptocoma discolor* (Abb. 17).

Auffallend und möglicherweise im Sinne von Differentialarten zu interpretieren ist das Vorkommen von 3 Baumfarnarten in der Baumschicht (*Cyathea bipinnatifida*, *Cyathea brevistipes*, *Cyathea heliophila*, Cyatheaceae) und 2 solchen in der Strauchschicht (*Cyathea* cf *fulva* y *Alsophila angelii*). Außer der Ruine des alten Gebäudes findet man in die Vegetation eingestreut noch Arten, die typische Zierpflanzen der Fincas sind oder aus den ehemaligen Weideflächen stammen: Es sind dies beispielsweise *Rosa* spec. 1 (Rosaceae), *Hydrangea macrophylla* (Hydrangeaceae) und *Rubus niveus* (Rosaceae) und das angepflanzte Weidegras *Setaria sphacelata* (Poaceae) Obwohl diese Arten in keinem anderen Plot gefunden wurden, können sie in Anbetracht ihrer Herkunft nicht als Differentialarten für ein bestimmtes Sukzessionsstadium verwendet werden.

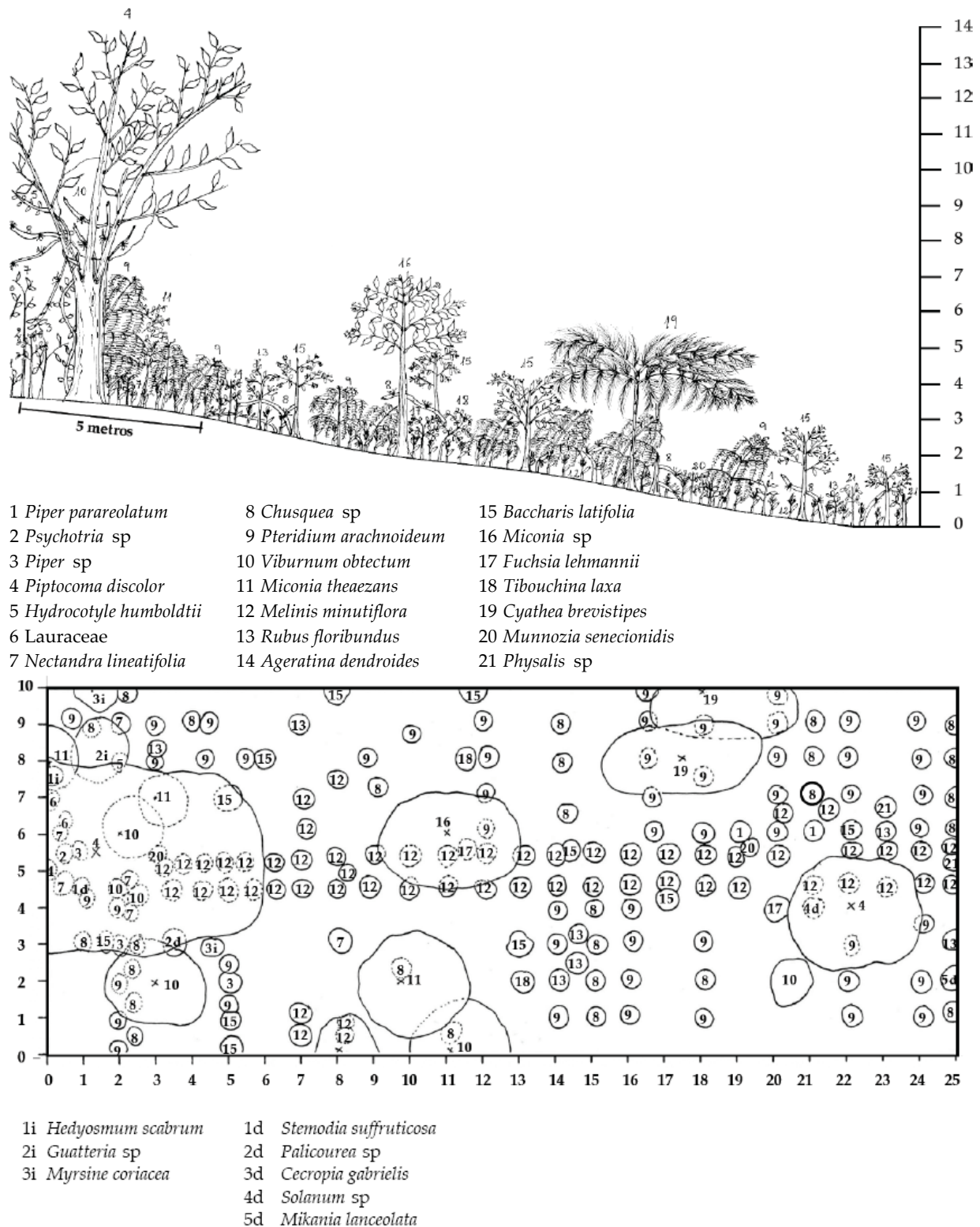


Abb. 17: Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen vertikalen Transekts im Plot C1. Mit Ausnahme einer Lauraceae konnten alle vorgefundenen Arten zumindest bis zur Gattungsebene identifiziert werden.

#### 4.1.2.3.2. Der Plot C2

Der Wald des Plots C2 dürfte etwa 45 Jahre alt sein. Spuren der Verwendung von Feuer bei der Rodung oder einer späteren Nutzung sind nicht festzustellen, so dass von einer mechanischen Rodung ausgegangen werden kann (Abb.8, Kap. 3.2.2). Obwohl das untersuchte Wäldchen mit 2000 m<sup>2</sup> um ein Viertel größer war als Plot C1, wurden nicht mehr sondern eher etwas weniger (146) Gefäßpflanzenarten registriert (Abb. 21). Etwa ein Drittel der Arten verteilen sich wiederum auf nur 4 Familien: Asteraceae, Melastomataceae, Araceae und Rubiaceae (Abb. 10). Die Lebensformen mit den meisten Arten waren die Bäume (32% der Arten).und die Kräuter (31%), Sträucher und Lianen kamen auf 22% bzw 15%.

Charakteristisch für dieses Stadium des Sekundärwaldes ist wiederum die Strauchschicht, die bis 2 m Höhe erreicht (Abb. 18). Sie wird hauptsächlich von der Asteraceae *Ageratina dendroides* und dem kletterenden Bambus *Chusquea spec.1* gebildet, die in ihrer Schicht bis zu 60% Deckung erreichen (Abb. 13). Weitere häufige Arten der Kraut- und der Strauchschicht sind *Munnozia senecionidis* (Asteraceae) und der Farn *Sticherus lanigerus* (Gleicheniaceae), der den Adlerfarn auf nicht gebrannten Störungsflächen ersetzt. In der Baumschicht haben die Pioniere *Isertia laevis* (Rubiaceae) und *Viburnum cf obtectum* (Caprifoliaceae) den höchsten Deckungsgrad, während *Myrsine coreacea* (Myrsinaceae) und der Baumfarn *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) wegen ihrer Häufigkeit erwähnt werden müssen.

Als „Differentialarten“ für dieses Stadium könnte man die Baumarten *Hyeronima duquei* (Euphorbiaceae) und *Ruagea pubescens* (Meliaceae) bezeichnen, sowie die Sträucher der Gattungen *Besleria* (Gesneriaceae) und *Cuatresia* (Solanaceae), die vor allem in Lichtungen, aber auch auf einer benachbarten Mure gefunden wurden.



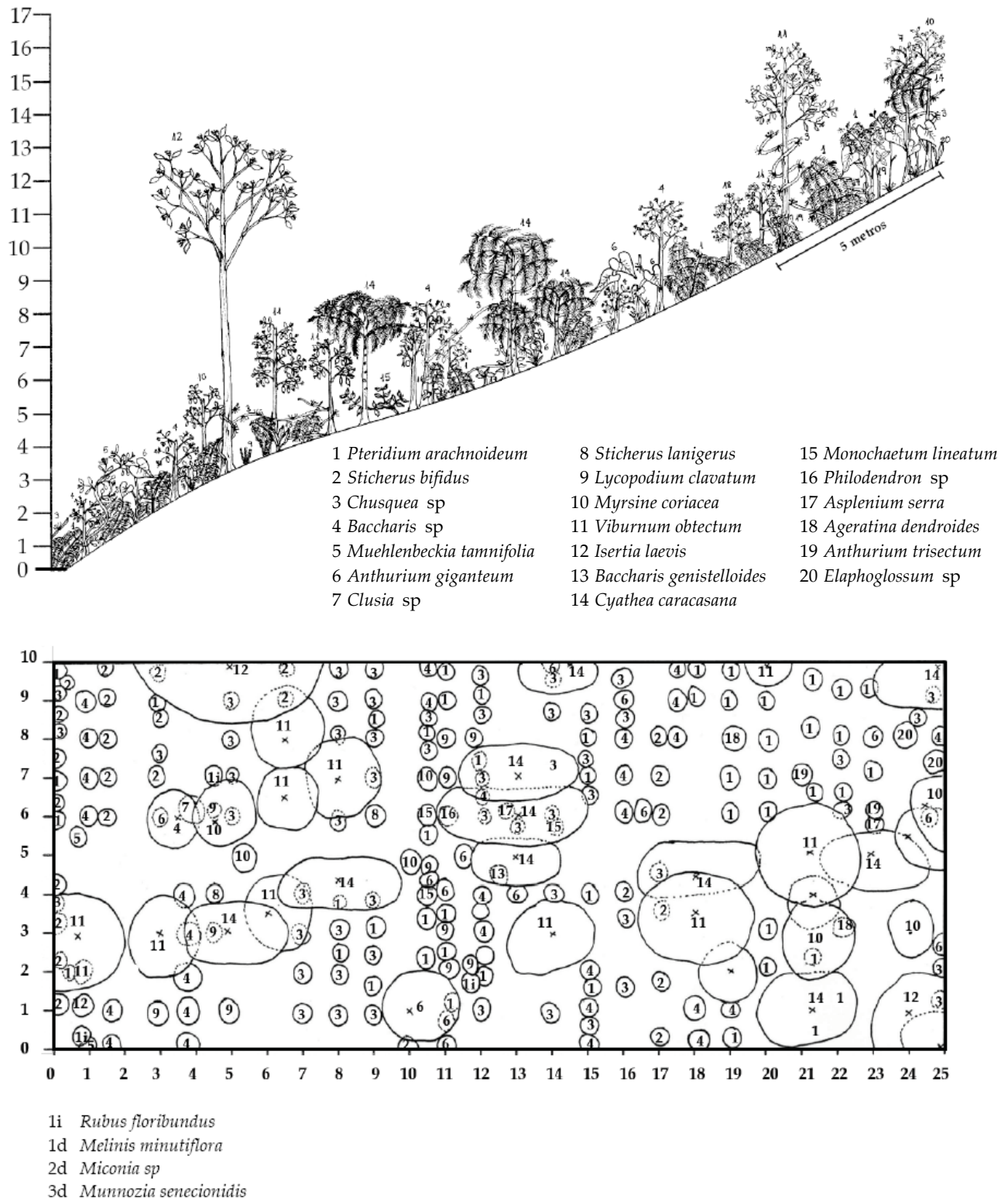


Abb. 18: Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen vertikalen Transekts im Plot C2. Alle vorgefundenen Arten konnten zumindest bis zur Gattungsebene identifiziert werden.

#### 4.1.2.3.3. Der Plot C3

Nicht wegen des Alters (ca. 45 Jahre wie C2) sondern von seiner Struktur und vom Artenspektrum her gesehen macht der Sekundärwald des Plots C3 einen reiferen Eindruck als der von C2 (Kap. Nr. 3.2.2, Abb. 8). In ihm wurde trotz der verhältnismäßig kleinen Fläche von 1460 m<sup>2</sup> die zweithöchste Artenzahl (205) an Gefäßpflanzen registriert (Abb. 21). Wiederum sind die Asteraceen, Melastomataceen und Araceen die artenreichsten Familien (Abb. 10). Die drei Lebensformen Bäume, Sträucher und Kräuter sind hinsichtlich der Artenzahlen mit je 30% etwa gleich stark vertreten. (Abb. 24).

Sowohl nach der Häufigkeit (76%) als auch nach der Dominanz (5%, Abb. 13) ist *Chusquea* spec.1 die wichtigste Art. Weitere charakteristische Arten sind *Munnozia senecionidis* und eine nicht bestimmbare Art aus der Familie der Ericaceen in der Strauchschicht, und *Asplundia* spec. (Cyclathaceae) und *Anthurium trisectum* (Araceae) in der Krautschicht. Unter den Bäumen sind *Miconia* spec.1 (Melastomataceae) und *Hedyosmum* spec.1 (Chloranthaceae) die häufigsten, aber die von der Größe und damit auch der Deckung dominante Art ist *Trichillia* spec.1 (Meliaceae), die allerdings nur mit wenigen Individuen vertreten ist (Abb. 19).

Das reifere Stadium dieses Sekundärwaldes wird vor allem durch einzelne Exemplare von Baum- und Straucharten indiziert, die auch für den Primärwald typisch sind. Die meisten von ihnen konnten allerdings wegen des Fehlens von Blüten und Früchten nur bis zur Gattung bestimmt werden (bis zur Art konnten in diesem Wald nur 30% der Gefäßpflanzenarten identifiziert werden). Typisch sind Vertreter der Gattungen: *Clusia* (Clusiaceae), *Endlicheria*, *Ocotea* und *Nectandra* (Lauraceae), *Ficus* (Moraceae) und *Guarea* (Meliaceae) in der Baumschicht und mehrere Arten der Gattung *Piper* (Piperaceae) und



mehrere Ericaceen-Arten in der Strauchschicht. Wie die Abb. 19 zeigt, hat dieser Wald zwar noch kein völlig geschlossenes Kronendach aber die Lichtverhältnisse am Boden sind schon deutlich schlechter als in den Plots C1 und C2. Somit ist es nicht verwunderlich, dass schattenliebende Arten, wie die Vertreter der Gattung *Anthurium*, z.B. *A. trisectum* und *A. giganteum* dort stärker vertreten sind.

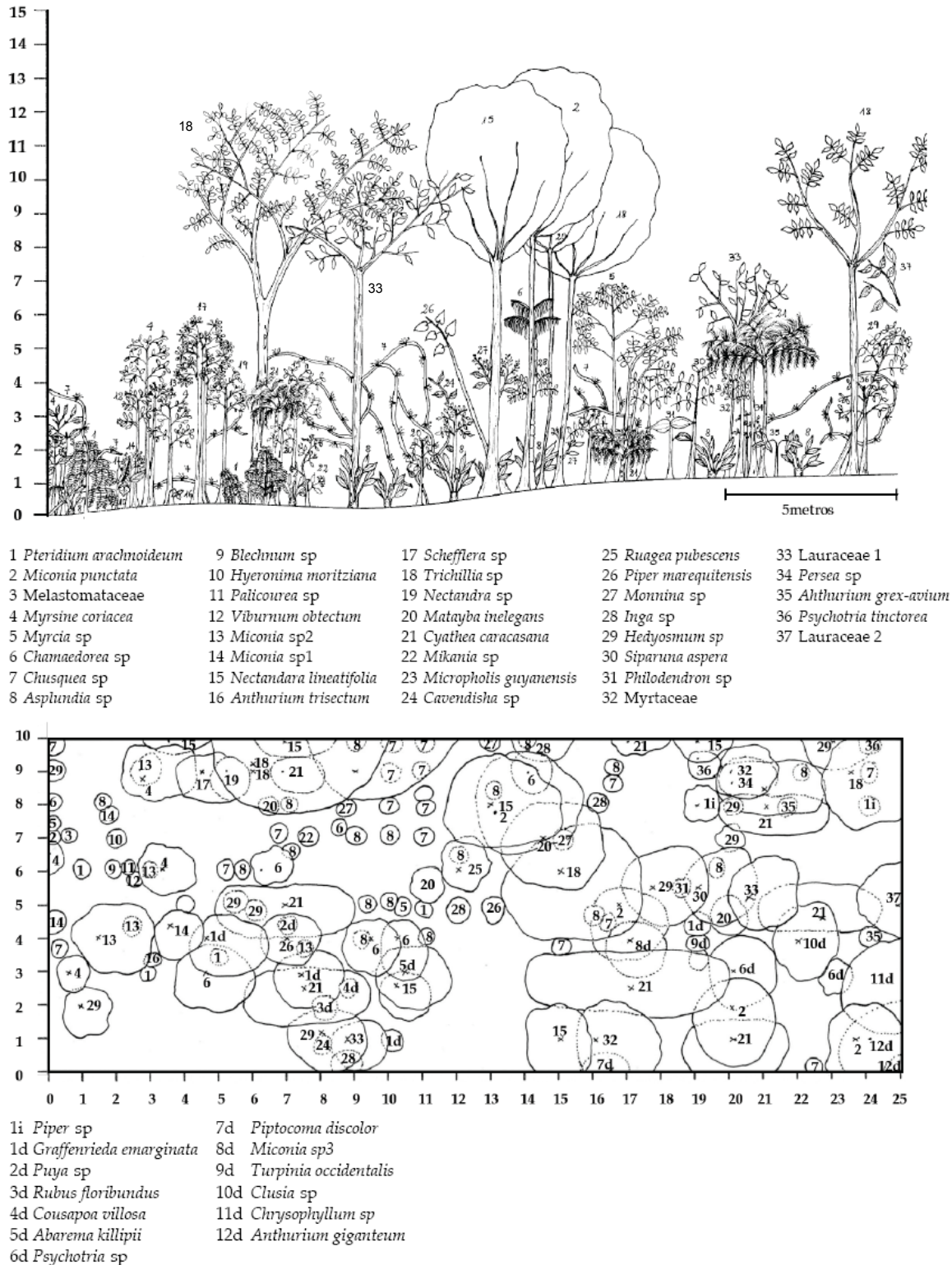


Abb. 19: Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen vertikalen Transekts im Plot C3. Alle vorgefundenen Arten konnten zumindest bis zur Familienebene identifiziert werden.

#### 4.1.2.3.4. Dr Plot C4

Der Plot C4 liegt im Übergangsbereich zwischen gestörtem und ungestörtem Wald, die Luftbilder der letzten 45 Jahre zeigen an dieser Stelle immer eine Waldvegetation. Dessen ungeachtet dürfte es sich um einen Sekundärwald handeln, denn der Bau des ersten Kanals fand bereits in den 30er Jahren statt, als noch größere Areale beansprucht worden waren, als bei der in den 50er Jahren vorgenommenen Renovierung und Verlegung in den Berg hinein. Zweifelsohne stellt aber der Wald des Plots C4 den reifsten Sekundärwald in der Serie der untersuchten Wälder dar. Das zeigen auch der Artenreichtum (37% der Arten) der Baumschicht und das weitgehend geschlossene Kronendach, das gelegentlich von Überhängern (z.B. *Cecropia spec.*) überragt wird (Abb. 24).

In dieser Parzelle wurden 197 Arten von Gefäßpflanzen verzeichnet. (Abb. 21). Die Familien mit der größten Artendiversität sind die Melastomataceen, Araceen, Piperaceen, Asteraceen und Rubiaceen (Abb. 10).

Als typischer Störungszeiger nimmt der Bambus (*Chusquea spec.* 1) als dominierende Art wiederum eine Sonderstellung ein (Abb. 13), doch treten nun weitere Lianen der Gattungen *Paullinia* (Sapindaceae), *Vattaria* (Vittariaceae), und *Cissus* (Vitaceae) hinzu, die für den unteren Bergregenwald charakteristisch sind, und im Bereich der Sekundärwälder nur im Plot C4 gefunden wurden. Das geschlossene Kronendach der Baumschicht liegt in 7-8 m Höhe, während die Überhänger bis zu 15 m hoch sind (Abb. 20). Die häufigste Art der Baumschicht ist die Lauracee *Aniba spec.* 1, während *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae) und *Prunus sp1* (Rosaceae) als die dominanten Arten (Abb. 13) registriert wurden. Auch die Mimosaceen sind mit mehreren *Inga*-Arten (z.B. *I. cf. acreana*, *I. cf. striata*) gut vertreten ebenso wie die Rubiaceen (*Ladenbergia cf. oblongifolia*,

*Psychotria tinctoria*, spec. *Rudegea* 1). Zum Artenreichtum der Baumschicht tragen weiterhin bei: Vertreter der Sapotaceen (*Micropholis guyanensis*), der Moraceen (*Naucleopsis glabra*), Passifloraceen (*Passiflora macrophylla*), Quiinaceen (*Quiina* spec. 1), Araliaceen (zwei Arten der Gattung *Dendropanax*), Melastomataceen (*Blakea* spec.) und weitere Rosaceen (*Prunus* spec.3), Entsprechend dem schlechteren Lichtklima ist die Bodenvegetation (Strauch- und Krautschicht) weniger üppig entwickelt. Häufig sind niederwüchsige Palmenarten (*Chamaedorea pinnatifrons* und *Wettinia aequatorialis*, *Arecaceae*), und Schatten liebende Arten wie *Pilea* spec.1 (*Urticaceae*), *Columnnea* spec. (*Gesneriaceae*), *Centropogon* spec. (*Campanulaceae*) und *Commelina* spec.1 (*Commelinaceae*).

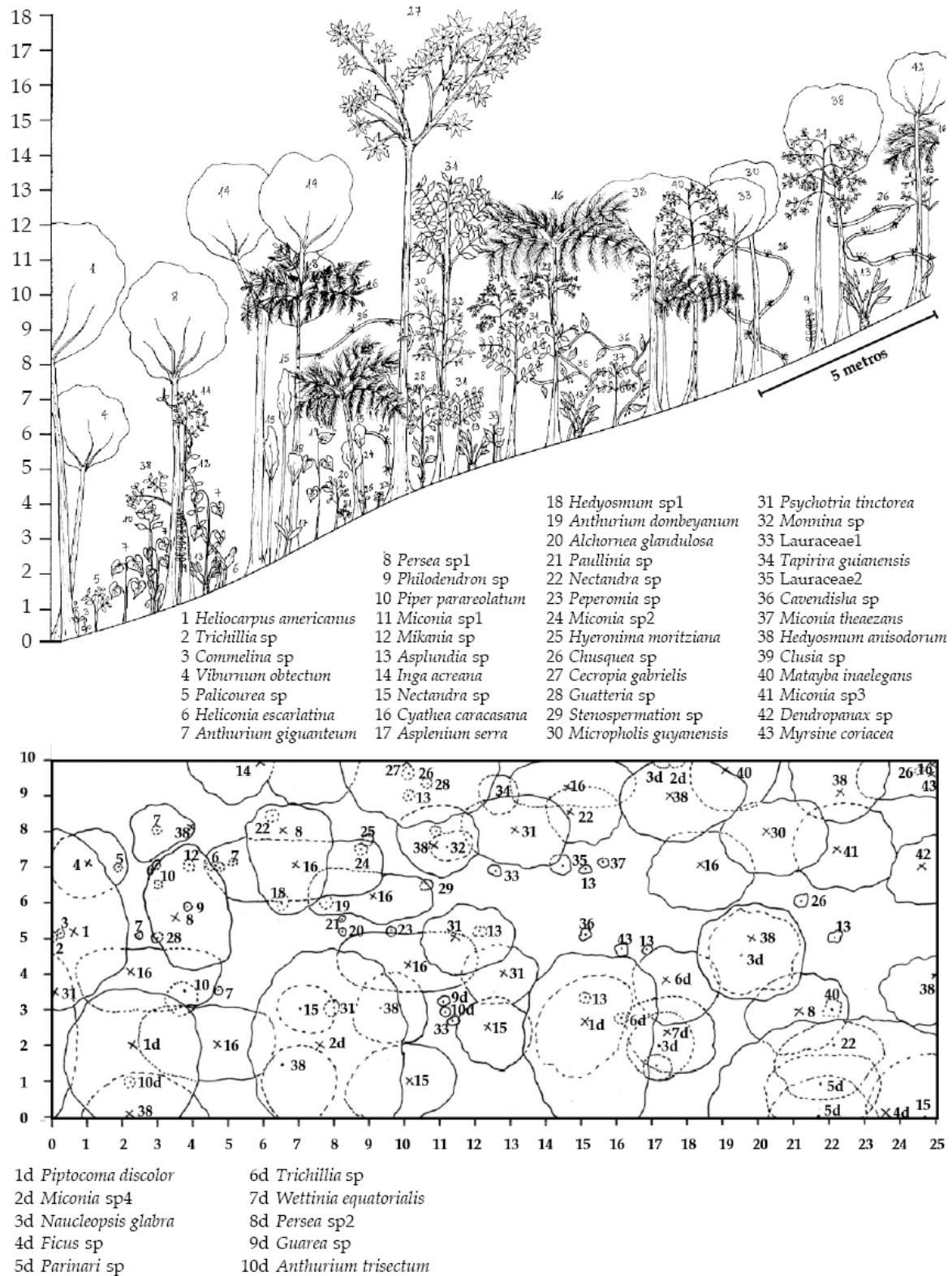


Abb. 20: Grundriß und Vertikalprofil eines 10m breiten und 25m langen vertikalen Transekts im Plot C4. Alle vorgefundenen Arten konnten zumindest bis zur Familienebene identifiziert werden.

## 4.2. Vergleich der Plots

Im folgenden Abschnitt werden die sieben Sekundärwälder im Hinblick auf Sukzessionsstadien, d.h. ihr Alter und auf eine Signatur hin untersucht, die den Typ der Störung erkennen lässt. Beide Fragestellungen werden mit Hilfe des Elements „Biodiversität der Gefäßpflanzen“ bearbeitet.

### 4.2.1. Das Verhältnis von Artenzahl und Fläche

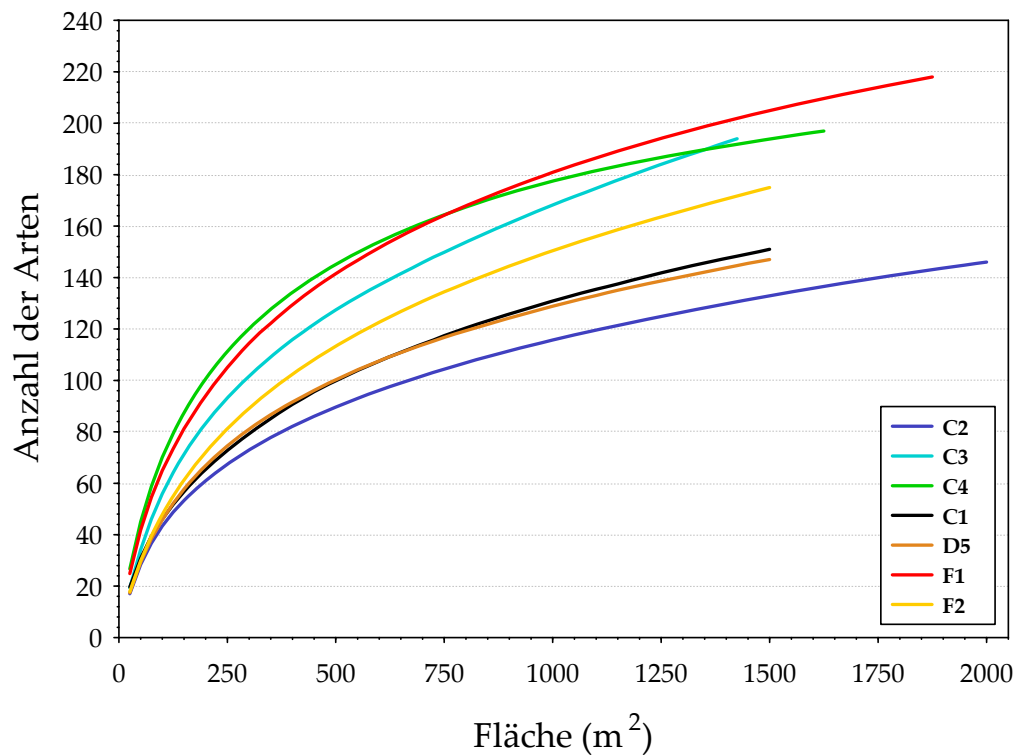


Abb. 21: Arten-Arealkurve der untersuchten Plots. Die Daten ergaben sich aus den nach dem Zufallssprinzip ausgewerteten Parzellenverbänden, wobei die zufällige Assoziation 1000mal wiederholt wurde. (Hinweis auf das Kapitel in Material und Methoden, Nr. 3.10).

Keine der Arten-Areal-Kurven erreichte in dem untersuchten Plot einen Sättigungswert, weshalb auch kein Minimumareal ausgewiesen werden konnte; dies ist typisch für späte

Stadien einer Sukzession. Die Gesamtfläche der Plots schwankt zwischen 1456m<sup>2</sup> und 2000 m<sup>2</sup> und ist durch die natürliche Größe der Waldfragmente auf dem Gelände gegeben.

Eine kumulierende Berechnung der Parzellen der 7 Plots (Abb. 22), mit nach dem Zufallsprinzip ausgewählten Vektoren, ergibt einen Wert von 0,46, wie er typisch für Inselgemeinschaften (Biotop) sein soll (MacArthur and Wilson 1967).

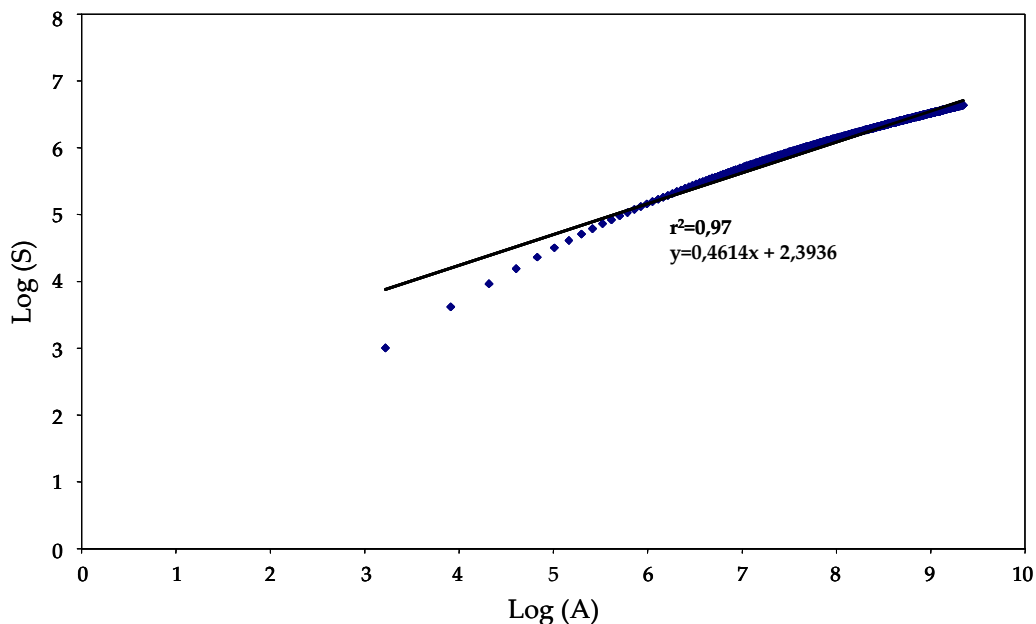


Abb. 22: Die Arten-Areal-Beziehungen der 7 Plots. Jeder Punkt stellt den Durchschnitt aus 1000 Wiederholungen von nach dem Zufallsprinzip akkumulierten Parzellen dar. S = Arten, A= Fläche.

#### 4.2.2. Artenvielfalt in den Plots und ihren Parzellen

Die Unterschiede der Gesamtartenzahlen (auch hinsichtlich der einzelnen pflanzlichen Lebensformen: Bäume, Sträucher, Kräuter und Lianen) zwischen den einzelnen Plots waren signifikant (Abb.23). Der größte Artenreichtum (217 Arten), wurde in dem vom Feuer geschädigten Plot F1 gefunden. Es folgen hinsichtlich des Artenreichtums die

Plots C3 und C4, in denen der Wald mechanisch gerodet worden war. Signifikant waren die Unterschiede zwischen F1 und allen übrigen Plots, sowie von C3 und C4 gegenüber D5, C1 und C2, deren Artenzahlen unter 160 blieben.

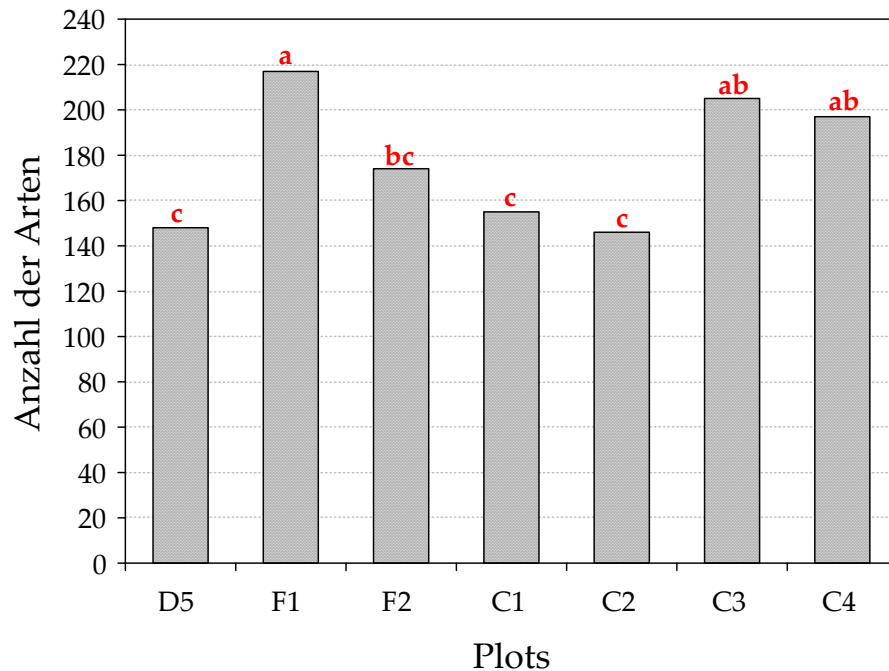


Abb. 23: Gesamtartenzahlen der Plots, die nach Störungstyp und Alter angeordnet wurden. Gleichheits-Verteilungstest Chi-Quadrat ( $\chi^2 = 28,911$ ,  $p < 0,0001$ ). Die Buchstabenbezeichnung der Säulen zeigt den Grad der Signifikanz der Unterschiede zwischen den Plots an.

Der größte Unterschied im Artenreichtum der einzelnen Plots ergab sich mit 28 im Plot C1, und 73 im Plot C4 bei den Bäumen (Abb. 24), dann folgen die Kräuter, die Sträucher und die Lianen. Interessant ist, dass die jungen, vom Feuer getroffenen Sekundärwälder F1 und F2 so artenreich wie die ältesten Parzellen C2, C3 und C4, wo die Vegetation mechanisch gerodet wurde (Abb. 24, Bäume)



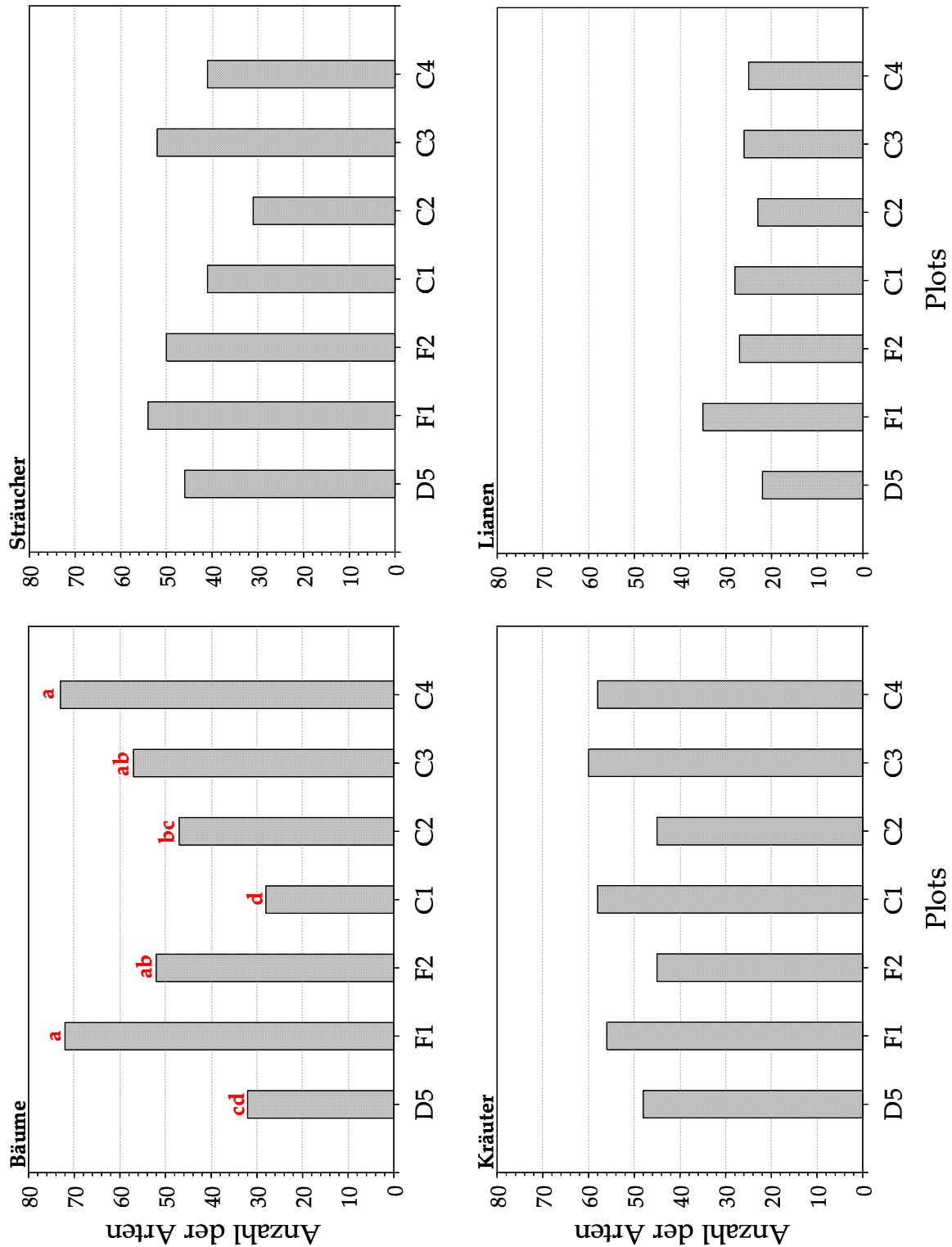


Abb. 24: Artenzusammensetzung, gegliedert nach Lebensformen in den in den einzelnen Plots. Gleichheits-Verteilungstest Chi-Quadrat: Bäume ( $X^2 = 36,15$ ;  $p < 0,0001$ ), Sträucher ( $X^2 = 8,6$ ;  $p < 0,2$ ), Kräuter ( $X^2 = 4,8$ ;  $p < 0,6$ ), Lianen ( $X^2 = 4,2$ ;  $p < 0,7$ ). Die Buchstaben in der Grafik zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Plots an.

Die Artenzahlen der übrigen 3 Lebensformen unterschieden sich nicht statistisch signifikant zwischen den einzelnen Plots. Interessanterweise waren die mechanisch gerodeten Plots durchschnittlich reicher an Krautarten als die vom Feuer, bzw. der Mure getroffenen (Abb. 24, Kräuter), die eine geringfügig größere Diversität bei den Sträuchern zeigten (Abb. 24, Sträucher). Der Plot F1 hat mit 35 Lianen-Arten die größte Diversität dieser Lebenform unter allen Plots (Abb. 24, Lianen). Der junge Wald auf der Mure ist vergleichsweise arm an Bum- und Lianenarten, jedoch hinsichtlich der anderen beiden Lebensformen mit den übrigen Plots durchaus vergleichbar.

Die Artenvielfalt der Parzellen der einzelnen Plots variierte ebenfalls signifikant, was die große Heterogenität dieser Wäldchen zeigt (Abb. 25). Sowohl die höchste als auch die niedrigste Artenzahl in einer Parzelle wurden im Plot C3 registriert, wo die Zahlen zwischen 1 und 55 Arten schwankten. Die Schwankungsbreiten der  $\alpha$ -Diversität der einzelnen Parzellen sind für alle 7 Plots in der zweidimensionalen ISOMAP Grafik (Abb. 26) dargestellt. Die Mediane der Artenzahlen der Parzellen liegen zwischen 15 und 20 mit Ausnahme der beiden artenreichsten Plots F1 und C4, wo sie signifikant höher, nämlich bei 25 liegen (Abb. 25).

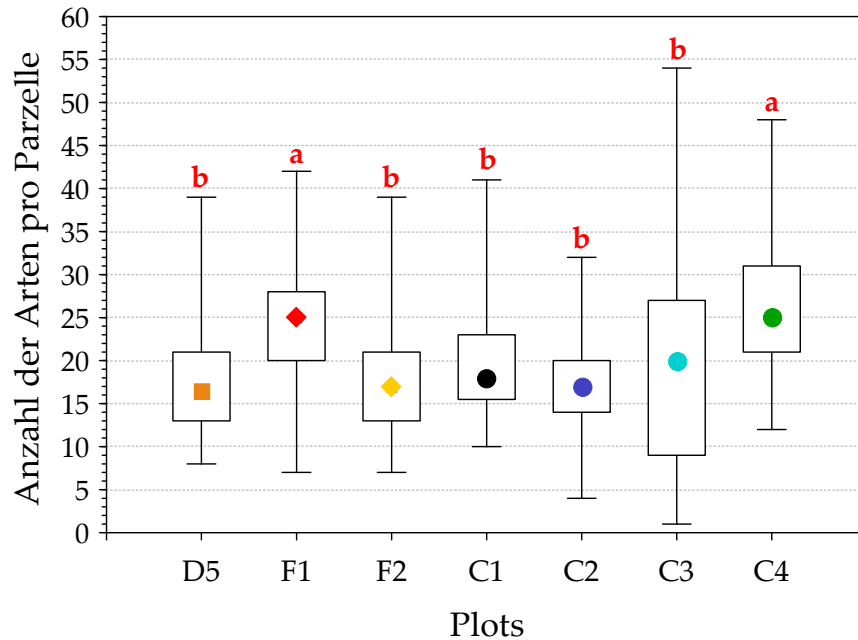


Abb. 25: Mittlere Artendiversität/Parzelle der sieben Plots. (Kruskal-Wallis, nicht parametrischer Homogenitätstest,  $H = 96,13$ ;  $< 0,001$ ). Boxplot mit Median, 25% und 75%-Quartilen und Extremwerten. Verschiedene Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

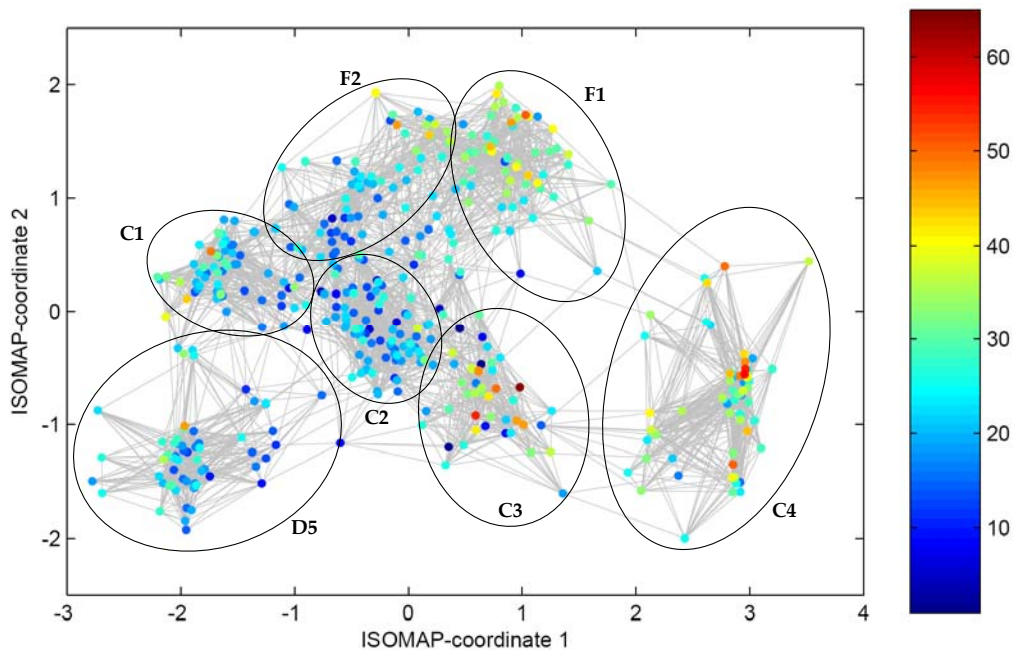


Abb. 26: Zweidimensionale ISOMAP Darstellung der  $\alpha$ - und  $\beta$ - Diversität der Parzellen und der Plots. Die vorgegebene Verknüpfungszahl zwischen den Parzellen eines Plots ist  $k=11$  (Mahecha 2006). Der Farbcode der Parzellen entspricht den in der Farbskala dargestellten Artenzahlen der Parzellen.

Die Abb. 27 vermittelt einen optischen Eindruck von der (über die Parzellen eines Plots gemittelten) Artenvielfalt der einzelnen Lebensformen in den 7 Wäldchen. Der Buchstabencode gibt dabei die Signifikanz der Unterschiede an: Im Fall der Bäume sind 60% aller Kombinationspaare signifikant verschieden. Bei den Kräutern sind die entsprechenden Werte 62% und 77%. Bei den Sträuchern und Lianen waren nur 43% aller möglichen Kombinationspaare vergleichbar, davon aber wiederum 78% signifikant.

Kräuter und Sträucher sind erwartungsgemäß in den Parzellen gleichmäßig verteilt als die großen Bäume und die daran hängenden Lianen, denn es gibt nur wenige Parzellen, in denen diese zwei Lebensformen nicht vertreten sind. Die höchste Artendiversität der einzelnen Lebensformen pro Parzelle war: 24 Baumarten, 17 Arten von Kräutern, 15 Straucharten und 11 Arten von Lianen. In denjenigen Sekundärwäldern, die sich nach mechanischer Rodung entwickelt haben, findet man auch die höchste  $\alpha$ -Diversität pro Parzelle der 4 Lebensformen. Bei den Bäumen und Kräutern ist dies der Plot C4, bei den Sträuchern der Plot C1 und bei den Lianen der Plot C3.

Als Maß für die strukturbezogene Artenheterogenität können auch die Durchschnittswerte (Mediane) verwendet werden: Dann schließt bei den Bäumen F1 zu C4 auf (8 bzw. 9 Arten pro Parzelle) und C1 fällt mit nur 2 Arten stark ab.

Bei den Sträuchern lagen die Mediane zwischen 5 und 6 Arten pro Parzelle und nur Plot C2 lag mit 3 Arten deutlich darunter. Die Schwankungsbreite der Mediane war bei den Kräutern größer, aber nicht ganz so hoch wie bei den Bäumen: Plot C4 erreichte den höchsten Wert mit durchschnittlich 9 Arten pro Parzelle, während F2 und D5 mit 4 Arten am unteren Ende des Bereichs lagen. Die Medianwerte der Lianenvielfalt waren

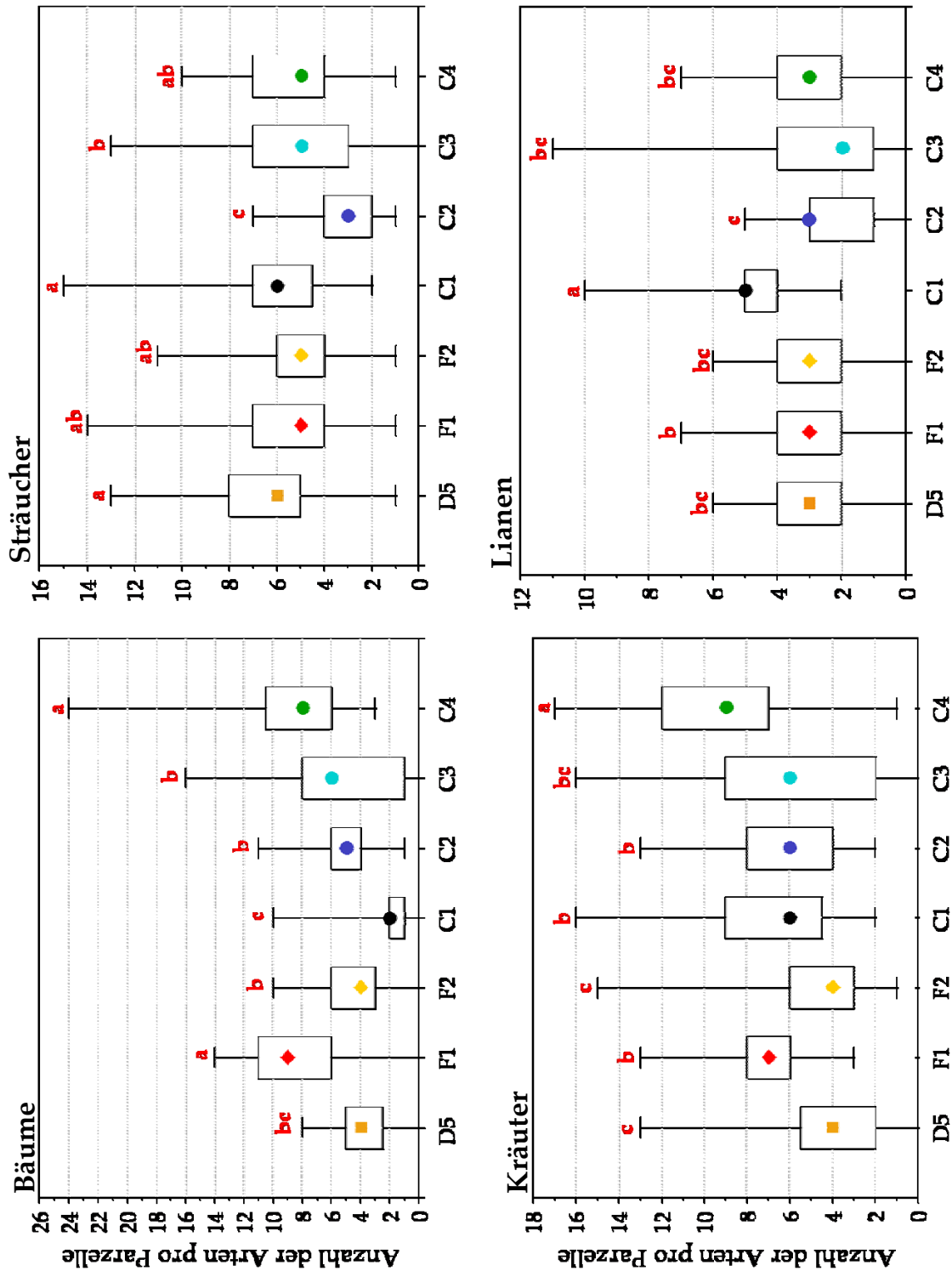


Abb. 27: Artendiversität pro Parzelle, geordnet nach den 4 pflanzlichen Lebensformen. Kruskal-Wallis, nicht parametrischer Homogenitätstest: Bäume ( $H = 188,12$ ;  $p < 0,0001$ ), Sträucher ( $H = 72,11$ ;  $p < 0,0001$ ), Kräuter ( $H = 95,52$ ;  $p < 0,0001$ ), Lianen ( $H = 72,64$ ;  $p < 0,0001$ ). Boxplot mit Median, 25% und 75%-Quartilen und Extremwerten. Verschiedene Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede an.

verhältnismäßig niedrig, wobei der junge Wald in Plot C1 mit 5 Arten pro Parzelle noch den größten Durchschnittswert aufwies.

#### 4.2.3. Artendiversität und Sukzession

Für die Bearbeitung verschiedener Fragestellungen erwies sich die unterschiedliche Größe der Plots, die sich aus den „natürlichen“ Grenzen der Wäldchen ergab, als Nachteil. Deshalb wurde die Kernfläche des kleinsten Plots (1425 m<sup>2</sup>) als Normgröße für den Vergleich der Plots gewählt, nachdem sicher gestellt war, dass die Artenmuster der einzelnen Plots auch auf dieser Standardfläche erhalten bleiben, d.h. dass die Diversität auf der Standardfläche eine signifikante Korrelation zur Diversität der jeweiligen Gesamtfläche aufweist (Abb. 28). Dies wurde anhand der Arten-Areal-Kurven (Abb. 21) ermittelt.

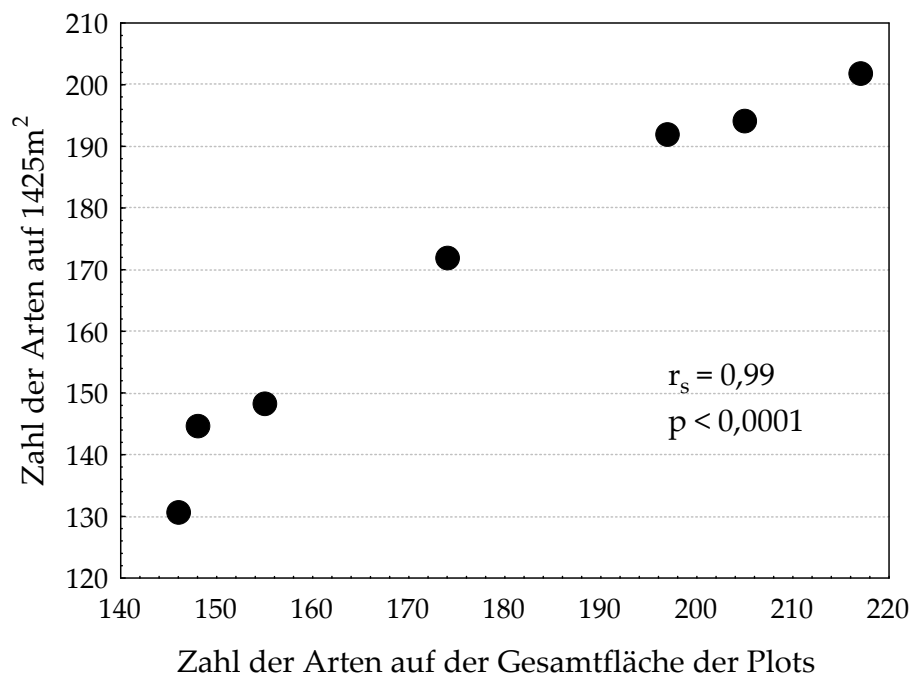


Abb. 28: Verhältnis der Artenzahl auf der Standardfläche von 1425m<sup>2</sup> zur Artenzahl der jeweiligen Gesamtfläche der einzelnen Plots.

Zunächst wurde überprüft, ob es einen Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und Sukzession im Bereich der untersuchten Sekundärwälder gibt. Dabei wurde das aus den Luftbildern und den Aussagen der lokalen Bevölkerung geschätzte Mindestalter der Wäldchen zugrunde gelegt. Wie die Abb. 29 zeigt, lässt sich aber keine Korrelation zwischen Artenvielfalt und Entwicklungsstadium des Waldes erkennen.

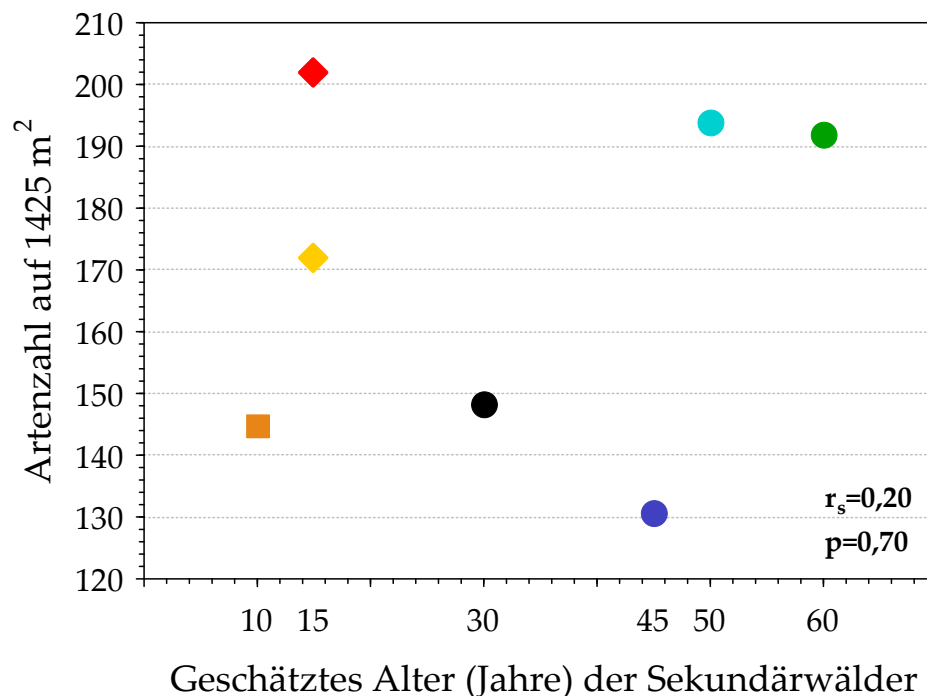


Abb. 29: Zusammenhang zwischen der auf eine Fläche von 1425m<sup>2</sup> normierten Artenzahl der sieben Sekundärwäldchen und ihrem Mindestalter. Signaturen: D5 (■) Murgang; F1 (◆), F2 (◆) Sekundärwald nach Feuer; C1 (●), C2 (●), C3 (●), C4 (●) Sekundärwald auf hauptsächlich mechanisch gerodeten Flächen.

Ebenfalls keine Korrelation ergab die Gegenüberstellung der Artenvielfalt der einzelnen Lebensformen mit dem Alter der Wäldchen, unabhängig davon, ob die Plots (Abb. 30) oder die Parzellen (Abb. 27) verglichen wurden. Bei keiner der Lebensformen konnte eine signifikante Zunahme der Artenzahl mit dem Alter des Wäldchens festgestellt werden, obwohl zumindest eine positive derartige Tendenz bei den Bäumen auf den mechanisch gerodeten Flächen erkennbar ist (Abb. 30).

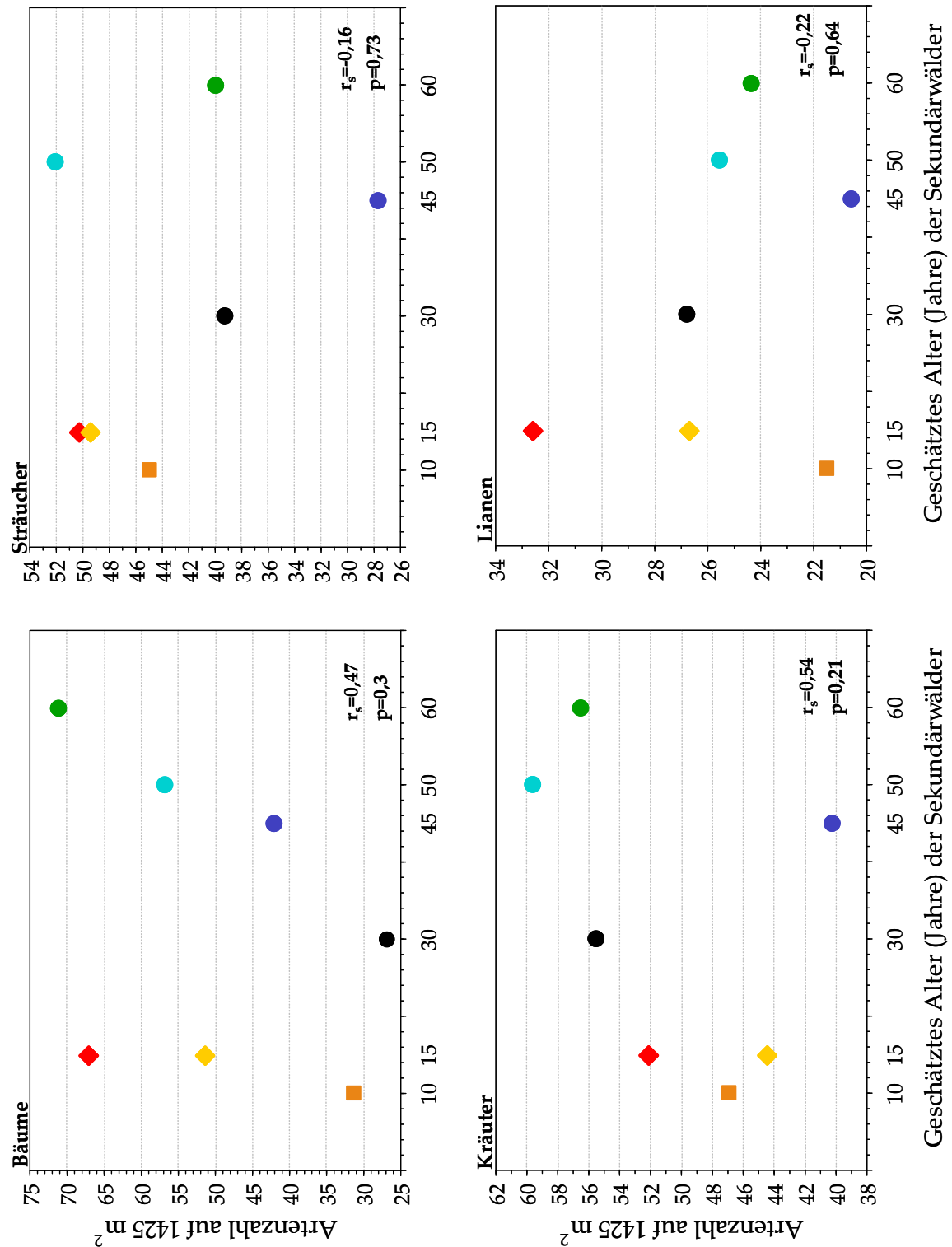


Abb. 30: Zusammenhang zwischen der auf eine Fläche von 1425m² normierten Artenzahlen der einzelnen pflanzlichen Lebensformen in den sieben Sekundärwäldchen und ihrem Mindestalter. Signaturen: D5 (■) Murgang; F1 (♦), F2 (◆) Sekundärwald nach Feuer; C1 (●), C2 (●), C3 (●), C4 (●) Sekundärwald auf hauptsächlich mechanisch gerodeten Flächen.



### 4.3. Beziehung zwischen den verschiedenen Diversitätsebenen

Erwartungsgemäß besteht eine direkte Korrelation zwischen der Artenvielfalt der Parzellen und des zugehörigen Plots (Abb. 31). Dehnt man sie auf die pflanzlichen Lebensformen aus, so gilt diese Korrelation aber (hochsignifikant) nur für die Bäume, nicht für die Sträucher, krautigen Pflanzen und Lianen (Abb. 32).

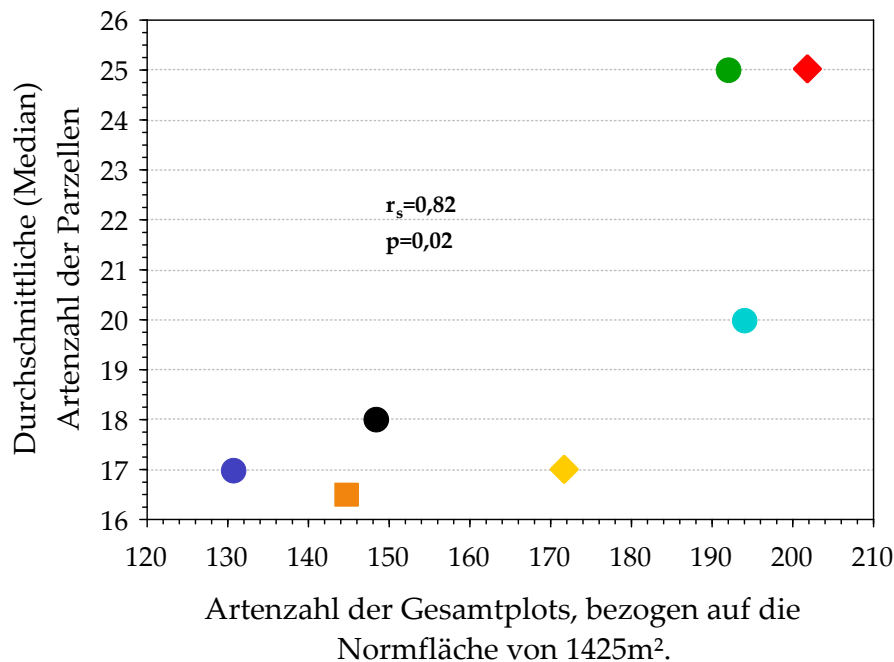


Abb. 31: Beziehung zwischen dem Artenreichtum der Parzellen und der Plots. Die Artenzahl der Parzellen ist durch den Median aller Parzellen eines Plots dargestellt, während die Gesamtartenzahl auf die Normfläche von 1425m² bezogen wurde. Signaturen: D5 (■) Murgang; F1 (◆), F2 (◆) Sekundärwald nach Feuer; C1 (●), C2 (●), C3 (●), C4 (●) Sekundärwald auf hauptsächlich mechanisch gerodeten Flächen.

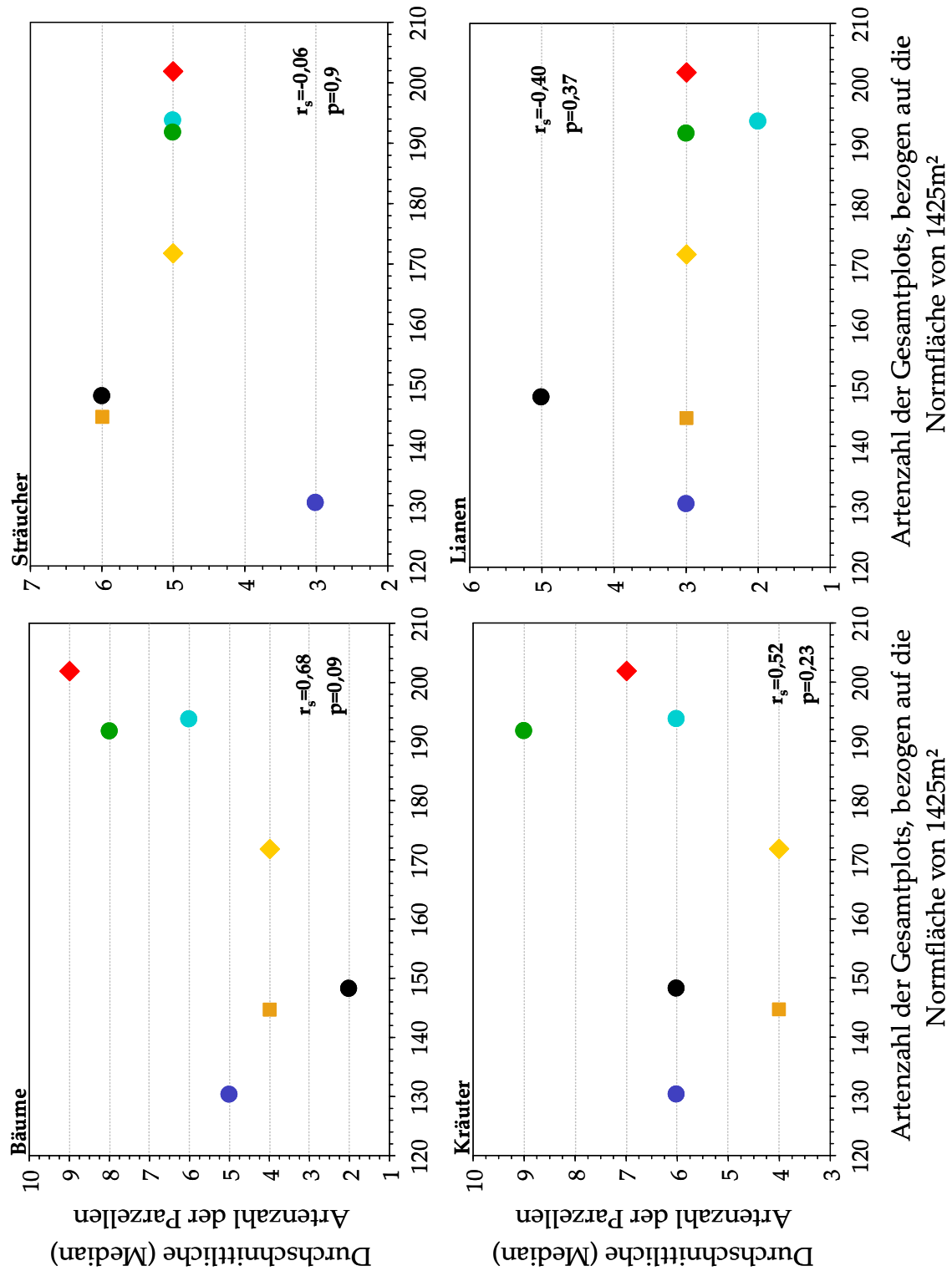


Abb. 32: Durchschnittliche Artenzahl (Median) der einzelnen Lebensformen in den Parzellen der 7 Plots. Signaturen: D5 (■) Murgang; F1 (♦), F2 (◆) Sekundärwald nach Feuer; C1 (●), C2 (●), C3 (●), C4 (●) Sekundärwald auf hauptsächlich mechanisch gerodeten Flächen.

Die Abb. 33 zeigt die Häufigkeit und Verteilung der Arten der einzelnen Plots im Bezug zu ihrem Braun-Blanquet-Deckungsgrad. Interessant an diesem Zusammenhang ist nicht so sehr die Tatsache, dass die Zahl der Arten mit geringer Deckung in allen Plots umgekehrt proportional zum Deckungsgrad ist, sondern dass dieser Zusammenhang nicht linear sondern eher logarithmisch ist. Daraus kann man ableiten, dass die Zahl der dominanten Arten mit dem Ablauf der Sukzession abnimmt.

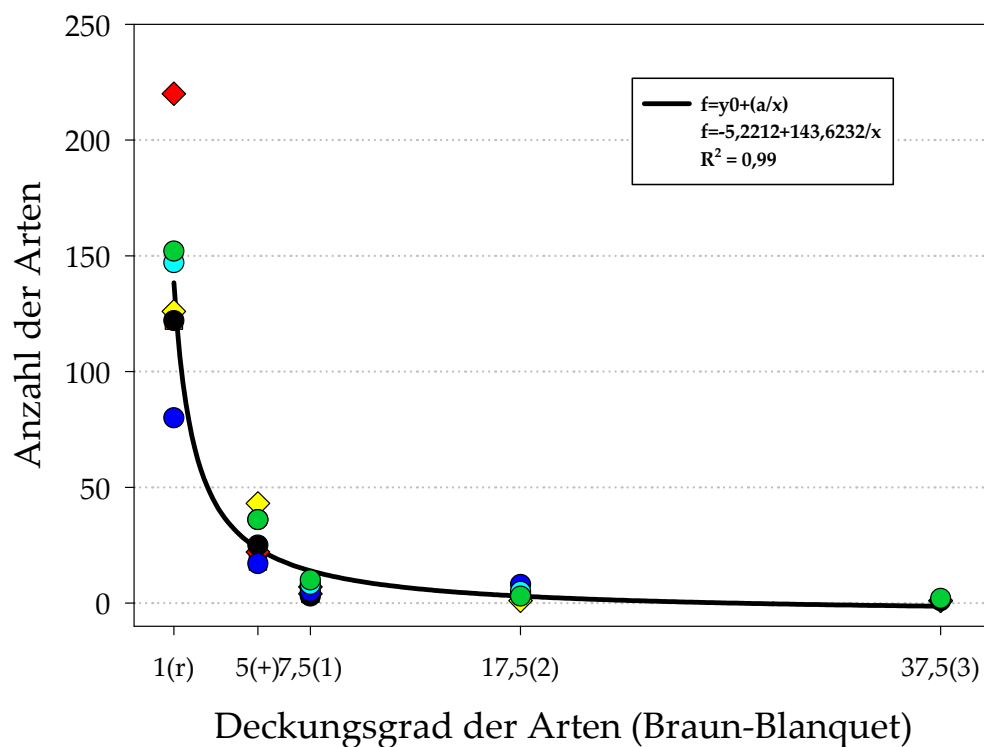


Abb. 33: Häufigkeit und Verteilung der Arten der einzelnen Plots im Bezug zu ihrem Braun-Blanquet-Deckungsgrad. Signaturen: D5 (■) Murgang; F1 (◆), F2 (◆) Sekundärwald nach Feuer; C1 (●), C2 (●), C3 (●), C4 (●) Sekundärwald auf hauptsächlich mechanisch gerodeten Flächen.

#### 4.4. Die $\beta$ -Diversität der Parzellen und Plots

Für Aussagen über die  $\beta$ -Diversität wurden die Ähnlichkeiten der Artenzusammensetzungen der einzelnen Parzellen eines Plots zugrunde gelegt. Eine mit ISOMAP erstellte multidimensional skalierte Grafik zeigt die floristischen Ähnlichkeiten der untersuchten Parzellen (durch einzelne Punkte dargestellt) und Plots in zweidimensionaler Darstellung (Abb. 34). Die floristische Ähnlichkeit ihrerseits wird durch den Jaccard Ähnlichkeitsindex wiedergegeben, basierend auf einer Anwesenheits-Abwesenheits-Matrix der Arten in den einzelnen Parzellen der 7 Plots (Näheres dazu in Kapitel 3).

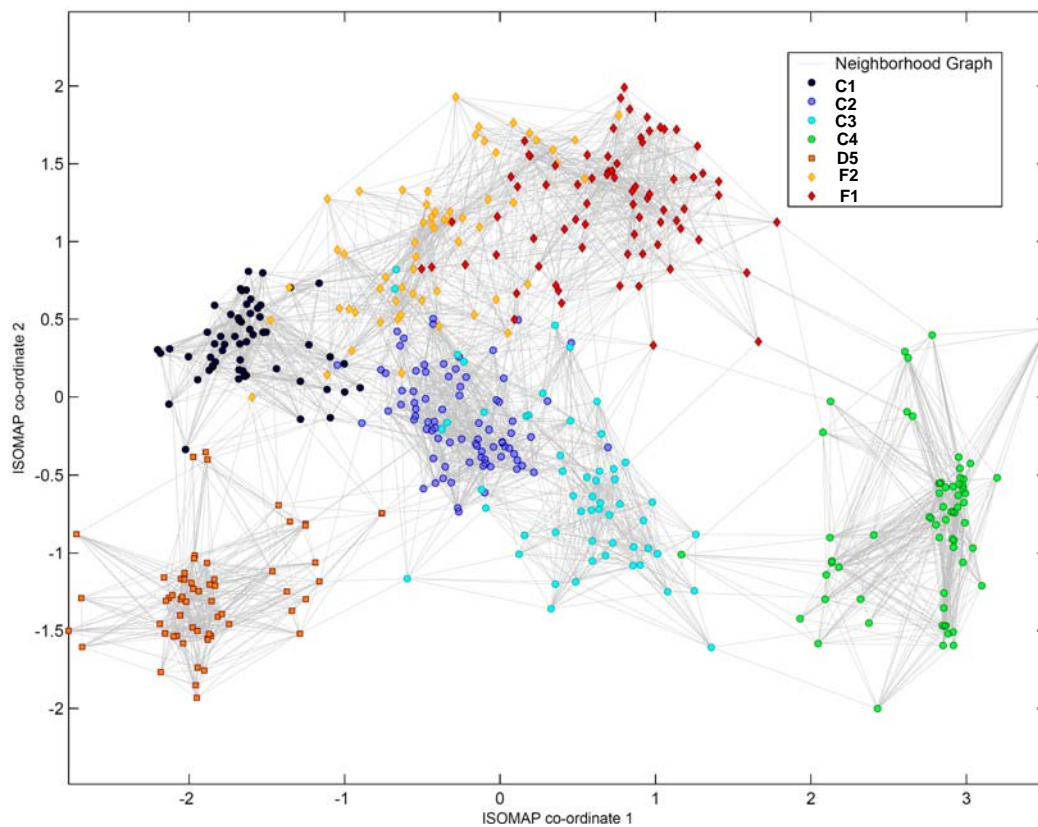


Abb. 34: ISOMAP-Grafik in zweidimensionaler Darstellung mit einer vorgegebenen Verknüpfungszahl ( $k=11$ ) zwischen den Parzellen. Die Anordnung der Parzellen und Plots in dem Diagramm beruht auf einer mit dem Jaccard Ähnlichkeitsindex berechneten Distanzmatrix (Mahecha 2006).

Die Ergebnisse der ISOMAP-Analyse (Abb. 34) zeigen eine große Ähnlichkeit der Plots entlang des Camino Canal, also der Sekundärwälder auf Arealen, die mechanisch und ohne Verwendung von Feuer gerodet wurden. Es handelt sich um die Plots C1 bis C4, die hinsichtlich der ISOMAP-Koordinate 2 keine sehr große Variationsbreite aufweisen, aber entlang der Koordinate 1 eine Reihe von C1 nach C4 bilden, entsprechend der Chronosequenz ihrer Entstehung. Die Plots C2 und C3 liegen nahe beieinander (500 m Entfernung) und sind je zwischen 45 und 50 Jahre alt. Trotzdem sind diese zwei Wälder, von denen ein größerer Ähnlichkeitsgrad erwartet wurde, in der ISOMAP-Anordnung klar voneinander getrennt. Der jüngste Sekundärwald C1 (ungefähr 30 Jahre alt), und die Parzelle C4 mit dem reifsten Wald (60 Jahre geschätztes Mindestalter), stellen den Anfang und das Ende dieser zeitlichen Chronosequenz dar.

Die zweidimensionale ISOMAP-Darstellung zeigt noch eine zweite Ähnlichkeits-Reihe entlang der Koordinate 2, nämlich (D5)  $\rightarrow$  C1  $\rightarrow$  F1  $\rightarrow$  F2. Es handelt sich um die jüngsten Wälder, die auch, zumindest im Falle von C1, F1 und F2 geringfügigen (C1) oder starken (F1, F2) Feuereinfluss zeigen. D5, ebenfalls ein sehr junger Wald auf Murenmaterial, grenzt sich von den übrigen deutlich ab. Die älteren Plots der C-Reihe (C3 und C4) zeigen insgesamt und besonders in einigen ihrer Parzellen niedrige Werte auf dieser Koordinate 2. Die ISOMAP-Koordinate-2 reflektiert die Nährstoffverfügbarkeit in Beziehung zur Bodendynamik insbesondere in Arealen mit Feuer- oder Erdrutscheinfluss.

Die Erkennung der Ähnlichkeit der Parzellen oder Plots in der zweidimensionalen Darstellung liefert dann reale Bilder, wenn die einzelnen Parzellen durch sehr viele Verknüpfungen (graue Linien) miteinander verbunden werden, wie es z.B. bei F1 und F2 der Fall ist. Obwohl in der zweidimensionalen Darstellungen einige Parzellen verschiedener Plots kongruent sind (C2, C3, C1 und F2), muss dies noch nicht auf eine

große Ähnlichkeit hinweisen, denn in der dritten Dimension können solche Parzellen noch deutlich getrennt werden (Abb. 35).

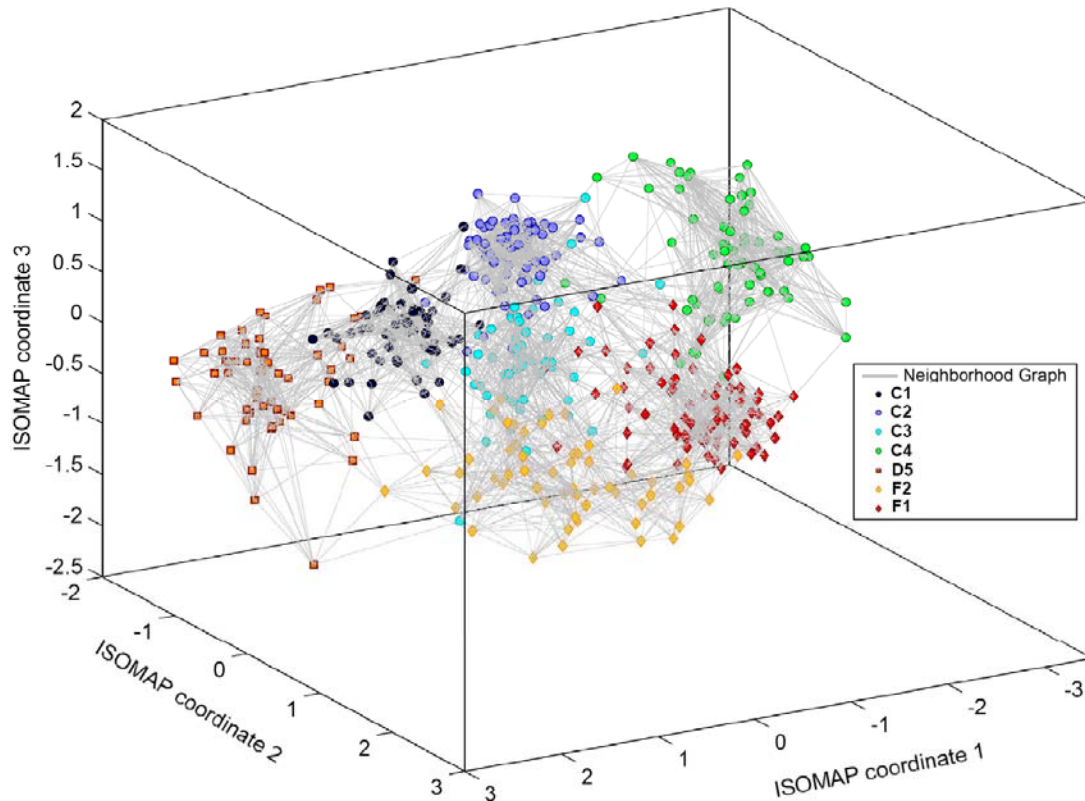


Abb. 35: Dreidimensionale ISOMAP-Darstellung mit einer vorgegebenen Verknüpfungszahl von  $k=11$  zwischen den Parzellen. Die Ähnlichkeit beruht wie bei der zweidimensionalen Darstellung auf der mit dem Jaccard Ähnlichkeitsindex berechneten Distanzmatrix (Mahecha 2006).

#### 4.4.1. Ähnlichkeit und Heterogenität der Parzellen

Im vorhergehenden Teil wurden die Parzellen nach ihrer floristischen Ähnlichkeit angeordnet. Im nächsten Teil werden die räumlichen Muster der Artendiversität entsprechend der  $\beta$ -Diversität der einzelnen Parzellen mit Hilfe des Soerensen Ähnlichkeitsindex' analysiert. Als weitere Variable wird die Entfernung der Parzellen (in Meter) eingeführt.

Die berechneten Werte des Soerensenindex' der Parzellen zeigen, dass die Plots hinsichtlich der Ähnlichkeit der Parzellen signifikant variieren (Abb. 36): 81% der vergleichbaren Kombinationspaare waren signifikativ verschieden. Damit was auch die Heterogenität der Parzellen innerhalb jedes einzelnen Plots signifikant. So schwankte die Ähnlichkeit zwischen den Parzellen, die interne  $\beta$ -Diversität zwischen 0,03 und 0,8. Dies bedeutet, dass jede Parzelle entweder sehr wenige Arten gemeinsam mit anderen hatte (0,03), oder dass die Artenzusammensetzung von zwei Parzellen sehr ähnlich war (0,8). Nimmt man den Median als Maß, so ist die Ähnlichkeit zwischen den einzelnen Parzellen niedrig; der höchste erreichte Wert ergab sich für C1 mit 0,4 (Abb. 36).

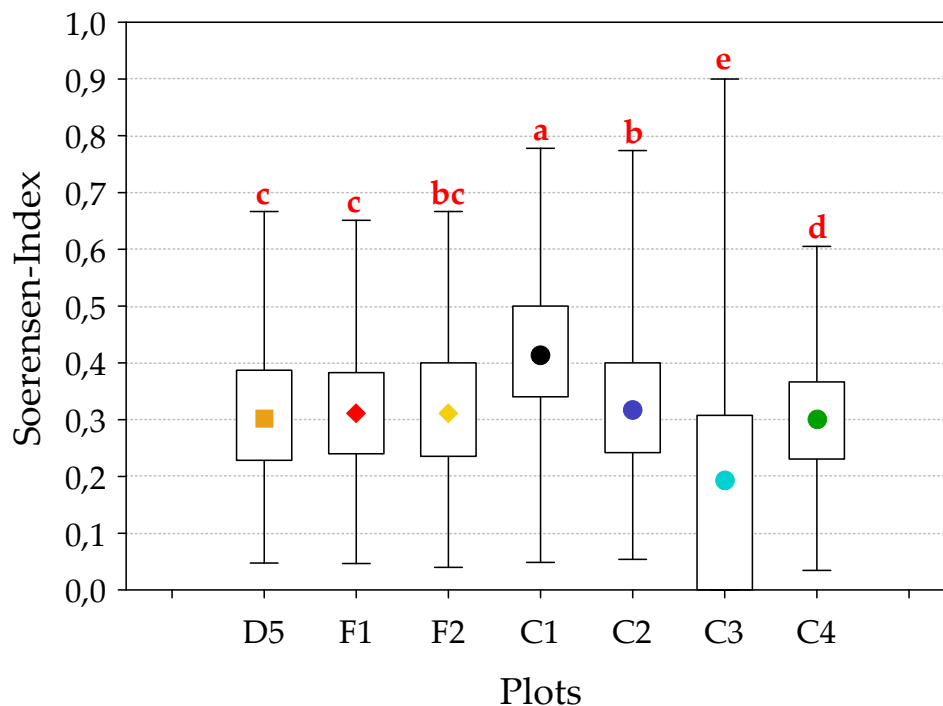


Abb. 36: Die Ähnlichkeit bzw. Heterogenität der Parzellen der einzelnen Plots nach dem Soerensen-Index. Der Median wurde jeweils aus allen Parzellenpaaren eines Plots mit dem Kruskal-Wallis nicht parametrischen Homogenitätstest berechnet ( $H = 2778,71$ ;  $p < 0,001$ ). Für den Kruskal-Wallis-Test war das Signifikanzniveau innerhalb jeder Parzelle  $p < 0,001$ . Boxplot mit Median, 25%- und 75%-Quartilen und Extremwerten. Die Buchstaben innerhalb der Grafik geben die Signifikanz der Unterschiede zwischen den Plots an.

Um die Variable „ $\alpha$ -Diversität“ bei der Berechnung der Ähnlichkeitswerte mittels Soerensen-Index zu berücksichtigen, wurden diese Ähnlichkeiten im Artenspektrum der Parzellen in Beziehung zur Artenzahl der Parzellen gesetzt und die Mediane errechnet (Abb. 37). Für diese Mediane wurden dann die am besten entsprechenden Regressionskurven gesucht. Erwartet wird eine positive Korrelation, d.h. eine Zunahme der Ähnlichkeit mit der Anzahl der Arten in den einzelnen Parzellen. In den Fällen von C2, C3, C4 und F1 zeigte sich diese Tendenz klar und die Übereinstimmung mit verschiedenen Typen von Regressionskurven war gut ( $r^2$  zwischen 0,63 und 0,80). Die positive Tendenz war auch bei D5 signifikant, allerdings nur sehr schwach ausgeprägt ( $r^2 = 0,20$ ). Bei F2 streuten die Mediane stark und es ist keine Tendenz zwischen der Ähnlichkeit der Artenmuster und der Artenzahl in den Parzellen zu erkennen. Problematisch ist die Interpretation von C1, wo die Tendenz bei niedriger Artenzahl schwach positiv, dann aber negativ ist. Insgesamt ergab sich eine schwach negative Korrelation, d.h. dass die Heterogenität in diesem Plot besonders groß ist.

Ebenso wie zur Artenzahl pro Parzelle, wurde die Ähnlichkeit der Artenmuster in Beziehung zur Entfernung zwischen den Parzellen gesetzt (gemessen wurde die Distanz – in Metern – zwischen den Mittelpunkten der Parzellen, s. Kap 3) (Abb. 38). Erwartet werden kann aufgrund der Heterogenität der Sekundärwälder eine mit der Entfernung abnehmende Ähnlichkeit. Wiederum wurden die Mediane gebildet und Regressionskurven gefittet. Eine ausgeprägte, der Erwartung entsprechende Korrelation ergab sich nur bei den Plots C1 ( $r^2 = 0,70$ ), C2 ( $r^2 = 0,43$ ) und F1 ( $r^2 = 0,72$ ). Eine insgesamt schwache, aber signifikante Abnahme der Ähnlichkeit zeigten auch die Plots D5 ( $r^2 = 0,39$ ) und C4 ( $r^2 = 0,29$ ). Hier ist zu vermerken, dass die Ähnlichkeit sehr schnell innerhalb der ersten 5 – 20 Metern abnimmt und sich danach stabilisiert. Schwierig zu interpretieren ist die trogartige Regressionslinie von F2, die auf eine Zonierung (in Längsrichtung) hinweisen könnte (s. auch Abb. 40). Keine Korrelation der



Parzellenmuster mit der Entfernung ergab sich für Plot C3, wo die Mediane der Parzellen enorm streuten.

Die errechneten  $\beta$ -Diversitäten der Parzellen werden im Folgenden graphisch dargestellt, um die Heterogenität der Vegetation der Plots zu visualisieren. Als Bezugsparzelle wurde diejenige mit der höchsten Diversität ausgewählt (in den Abbildungen gelb markiert). Die Ähnlichkeiten der anderen Parzellen mit dem Artenspektrum der Bezugsparzelle wurden dann in einem angepassten, fünf-bis sechsstufigen Farbraster (grün) dargestellt. Um die topographische Komponente stärker zu betonen, wurden auch die Ähnlichkeiten der Nachbarparzellen in die Darstellung aufgenommen. Sie sind als orange Kreise in einer sechsstufigen Größenskala an den betrachteten Parzellengrenzen eingetragen (Abb. 40). Die Skalensignaturen sind in den jeweiligen Legenden dargestellt: Dunklere Grüntöne und größere Kreise bedeuten eine größere Ähnlichkeit.

Diese Art der Darstellung zeigt im Parzellenmosaik Bereiche höherer und niedrigerer Ähnlichkeiten der  $\beta$ -Diversität und demonstriert so, auch topographisch, die Heterogenität der Sekundärwaldvegetation.

Für die einzelnen Plots wurde mit Hilfe des Soerensen-Index' ein mittlerer Ähnlichkeitswert der Parzellen ermittelt und in einer Box-Plot-Graphik dargestellt (Abb. 39a). Bezogen wurde wiederum auf die Parzelle mit der höchsten Artendiversität. Entsprechende der Heterogenität der Plots sind die Ähnlichkeitswerte (ausgedrückt als Mediane) sehr niedrig (zwischen 0,25 und 0,35). Geringfügig höher sind die Mediane der Ähnlichkeiten der Nachbarparzellen (Abb. 39b). Der höchste individuelle Ähnlichkeitswert mit der Bezugsparzelle wurde im Plot F1 (0,57), der geringste im Plot C3 (0,0) gefunden.

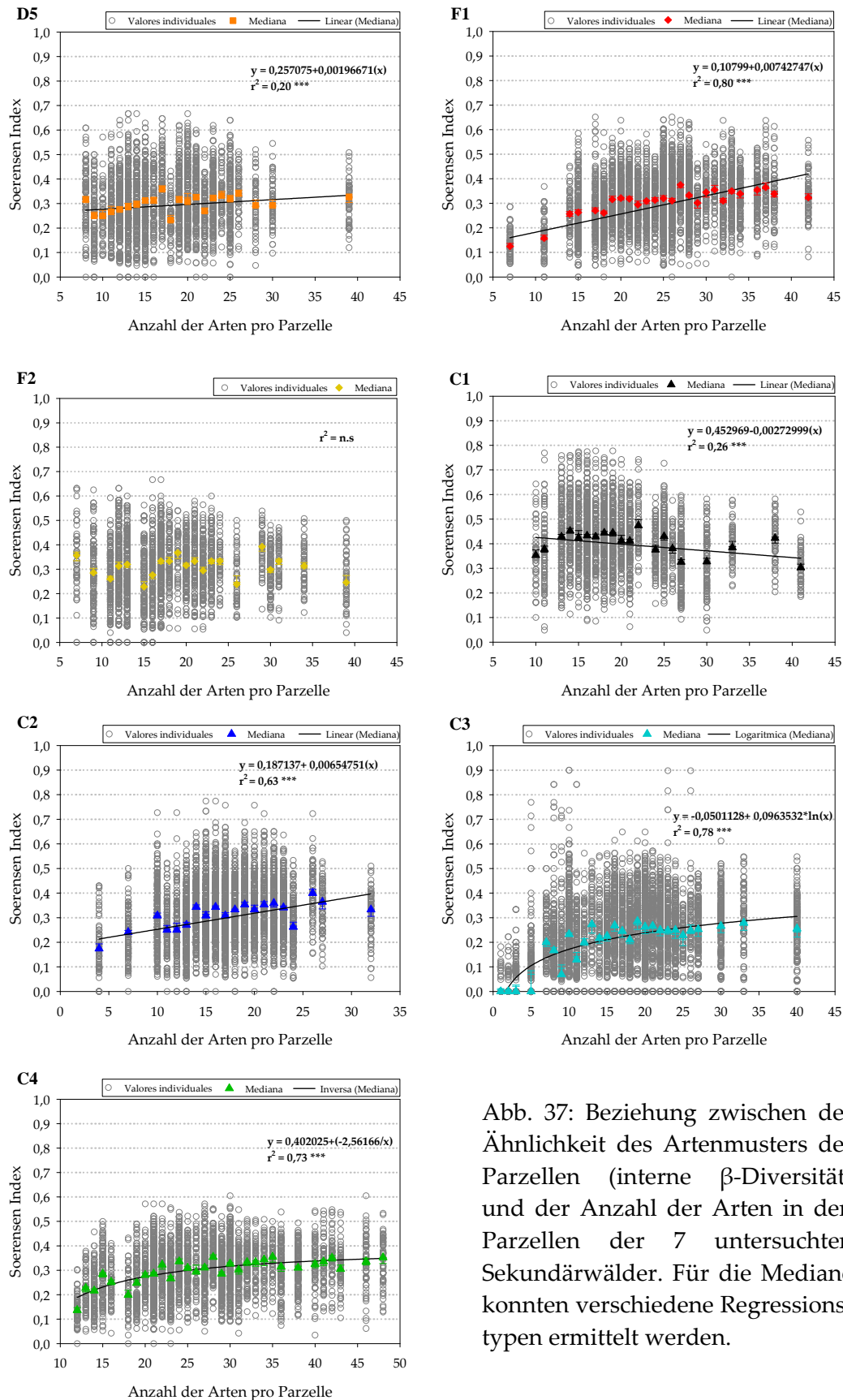


Abb. 37: Beziehung zwischen der Ähnlichkeit des Artenmusters der Parzellen (interne  $\beta$ -Diversität) und der Anzahl der Arten in den Parzellen der 7 untersuchten Sekundärwälder. Für die Mediane konnten verschiedene Regressionstypen ermittelt werden.

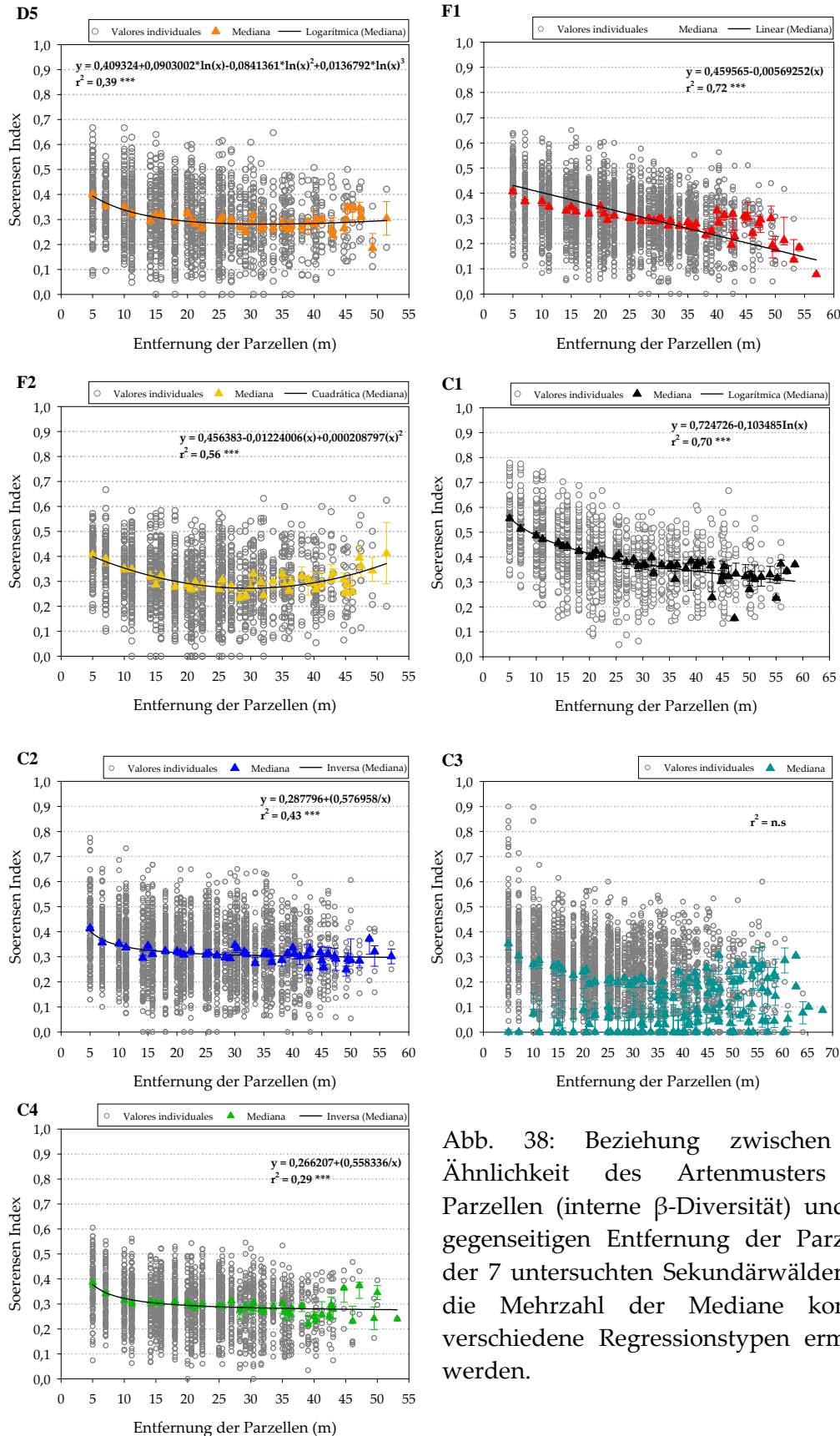


Abb. 38: Beziehung zwischen der Ähnlichkeit des Artenmusters der Parzellen (interne  $\beta$ -Diversität) und der gegenseitigen Entfernung der Parzellen der 7 untersuchten Sekundärwälder. Für die Mehrzahl der Mediane konnten verschiedene Regressionstypen ermittelt werden.

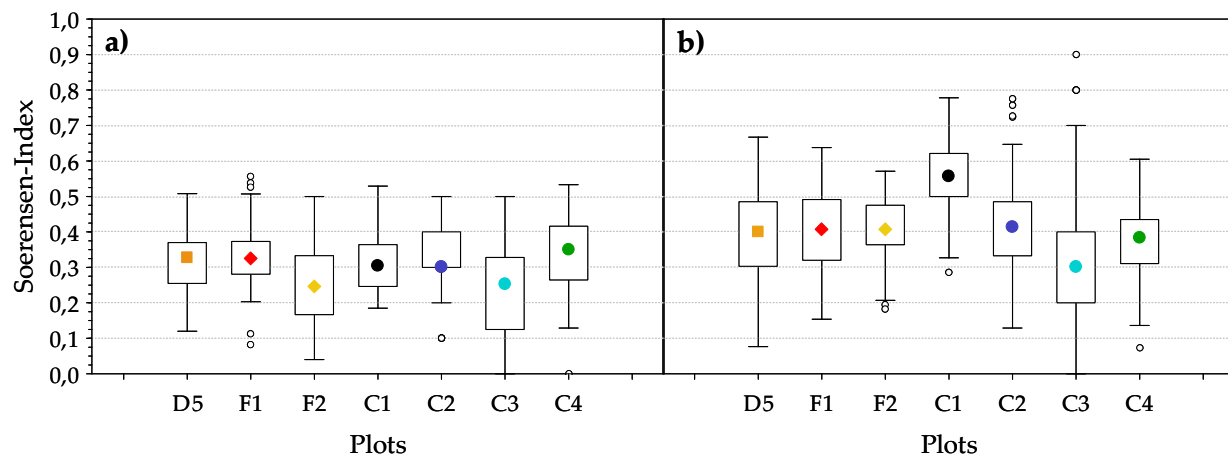


Abb. 39: a) Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung der einzelnen Parzellen zu der jeweiligen Bezugsparzelle für die 7 untersuchten Plots. b) Ähnlichkeitsverhältnisse der benachbarten Parzellen in den untersuchten Plots.

Hinsichtlich der Ähnlichkeit benachbarter Parzellen zeigt der Plot C1 einen besonders hohen (0,55), der Plot C3 einen besonders niedrigen Median (0,30, Abb. 39b). Der höchste und der niedrigste Ähnlichkeitswert (0,0 bis 0,9) zwischen einzelnen Parzellen wurden in C3 verzeichnet, so wie es schon die Ähnlichkeitsgesamtwerte gezeigt haben (Abb. 36).

Außer Plot C1 treten auch in D5 und F1 größere Areale ähnlicher  $\beta$ -Diversität auf. F1 und C4 zeigen kleinere einigermaßen homogene Flächen, während C2 und C3 extrem heterogen sind.

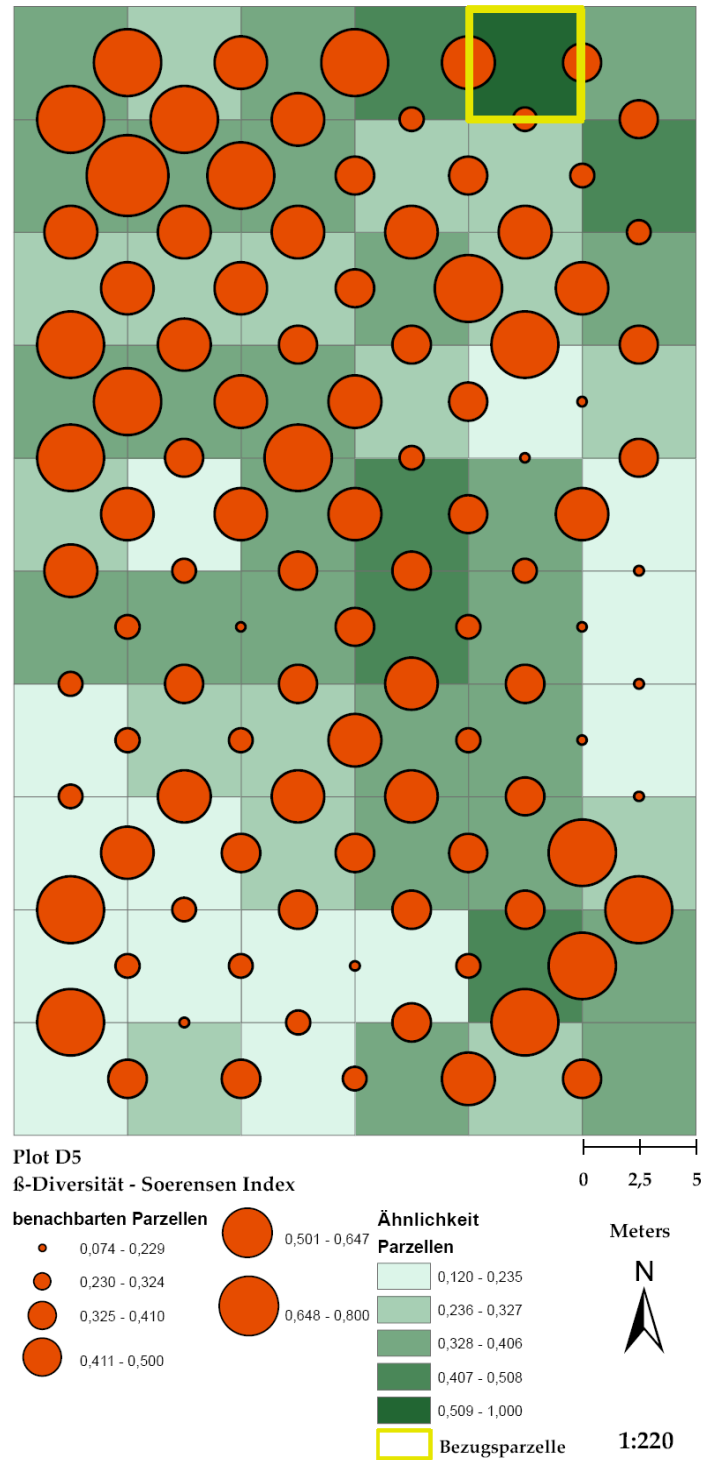
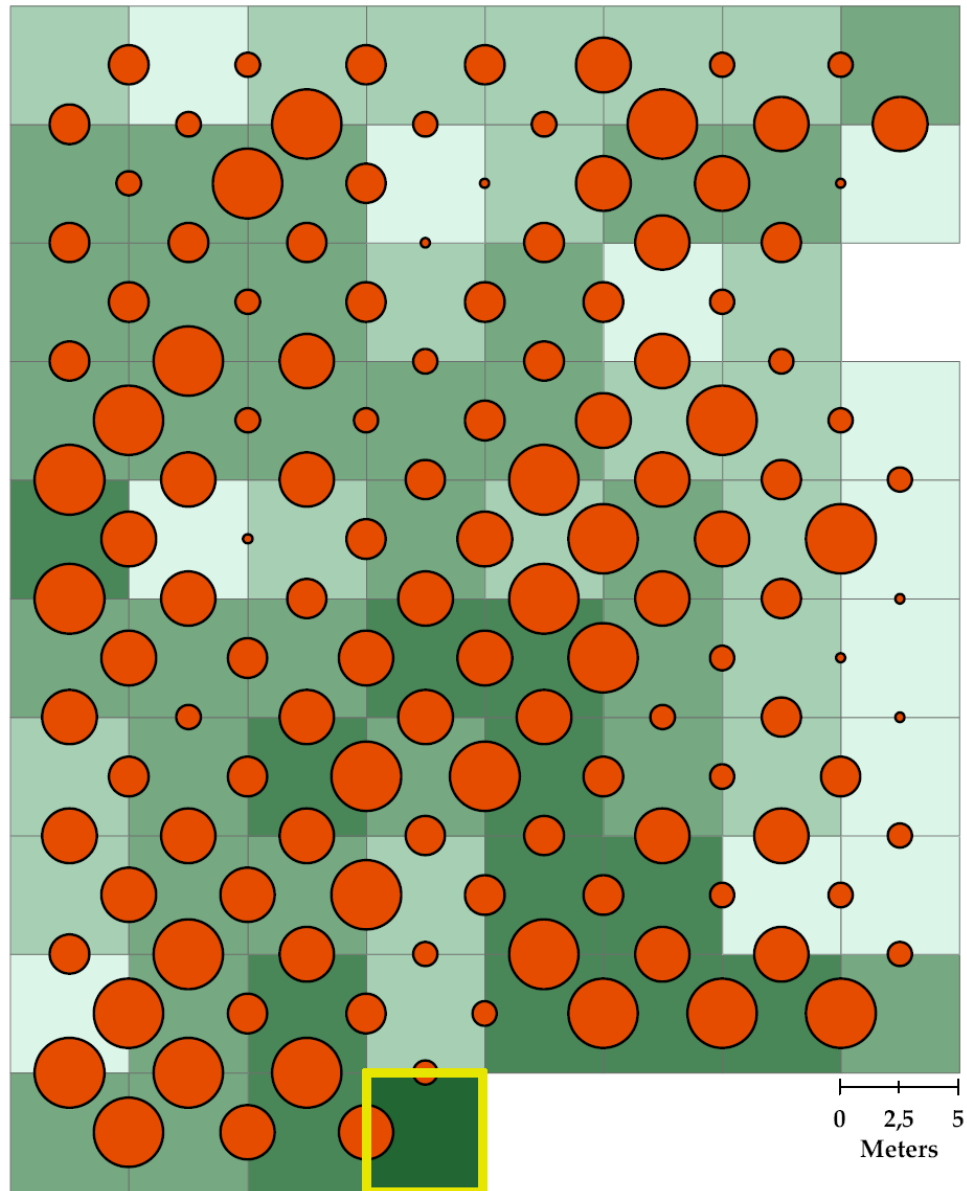


Abb. 40: Die Vegetation der 7 untersuchten Plots, dargestellt als Ähnlichkeitsdiagramme der Artendiversität ( $\beta$ -Diversität) der Parzellen. Die Ähnlichkeiten wurden nach dem Soerensenindex berechnet. Die Darstellung zeigt in einer Grünabstufung zum einen die Ähnlichkeiten mit der Zusammensetzung der artenreichsten Parzelle (gelb markiert, zum anderen die Ähnlichkeiten der benachbarten Parzellen (orange Kreise). Die Graduierungen sind jeweils in den Teil-Legenden angegeben.



Plot F1

 $\beta$ -Diversität - Soerensen Index

banachbarten Parzellen

- 0,074 - 0,229
- 0,230 - 0,324
- 0,325 - 0,410
- 0,411 - 0,500

0,501 - 0,647

0,648 - 0,800

Ähnlichkeit  
Parzellen

- 0,082 - 0,239
- 0,240 - 0,314
- 0,315 - 0,400
- 0,401 - 0,557
- 0,558 - 1,000

Bezugsparzelle



1:250

Abb. 40: (Fortsetzung)

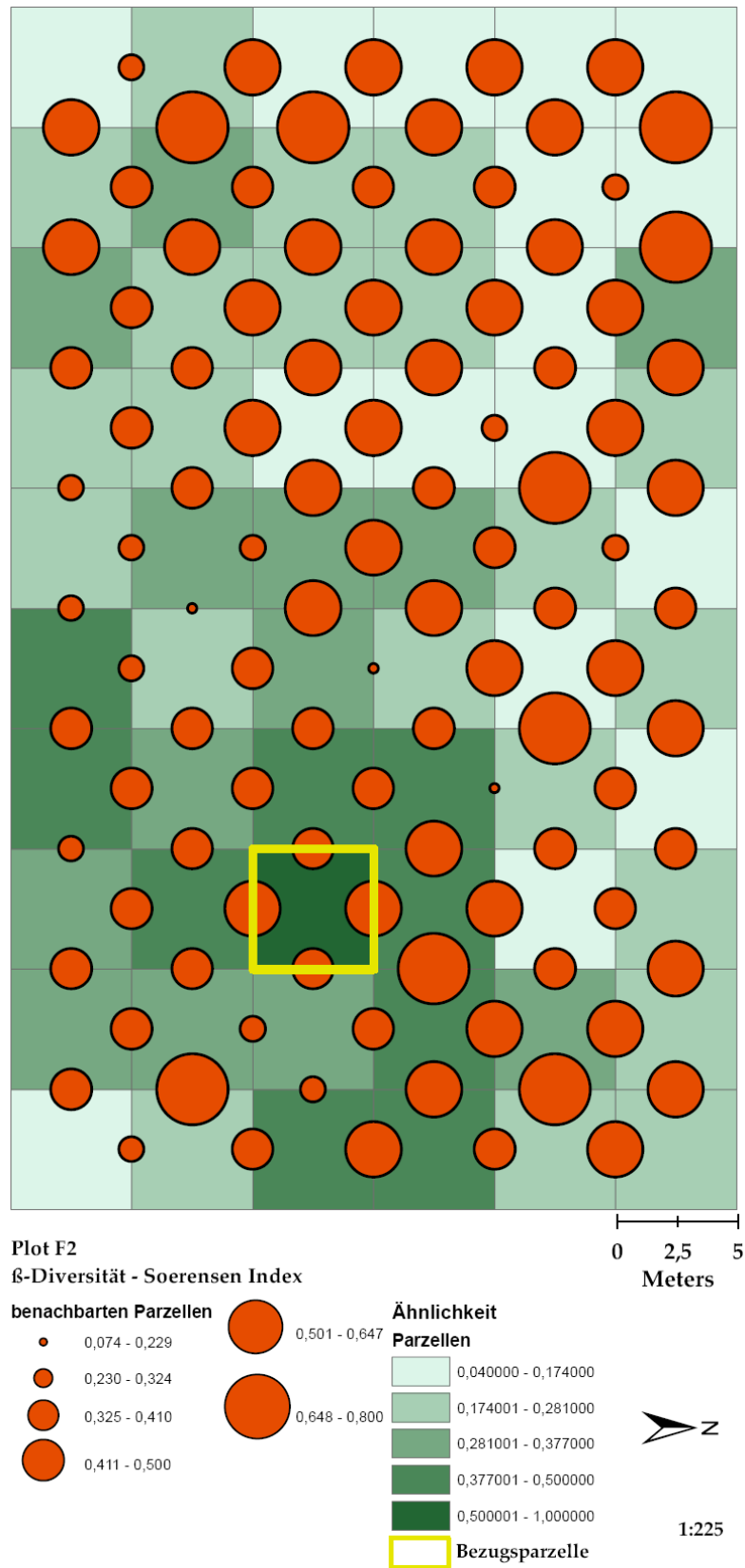


Abb.40:(Fortsetzung)

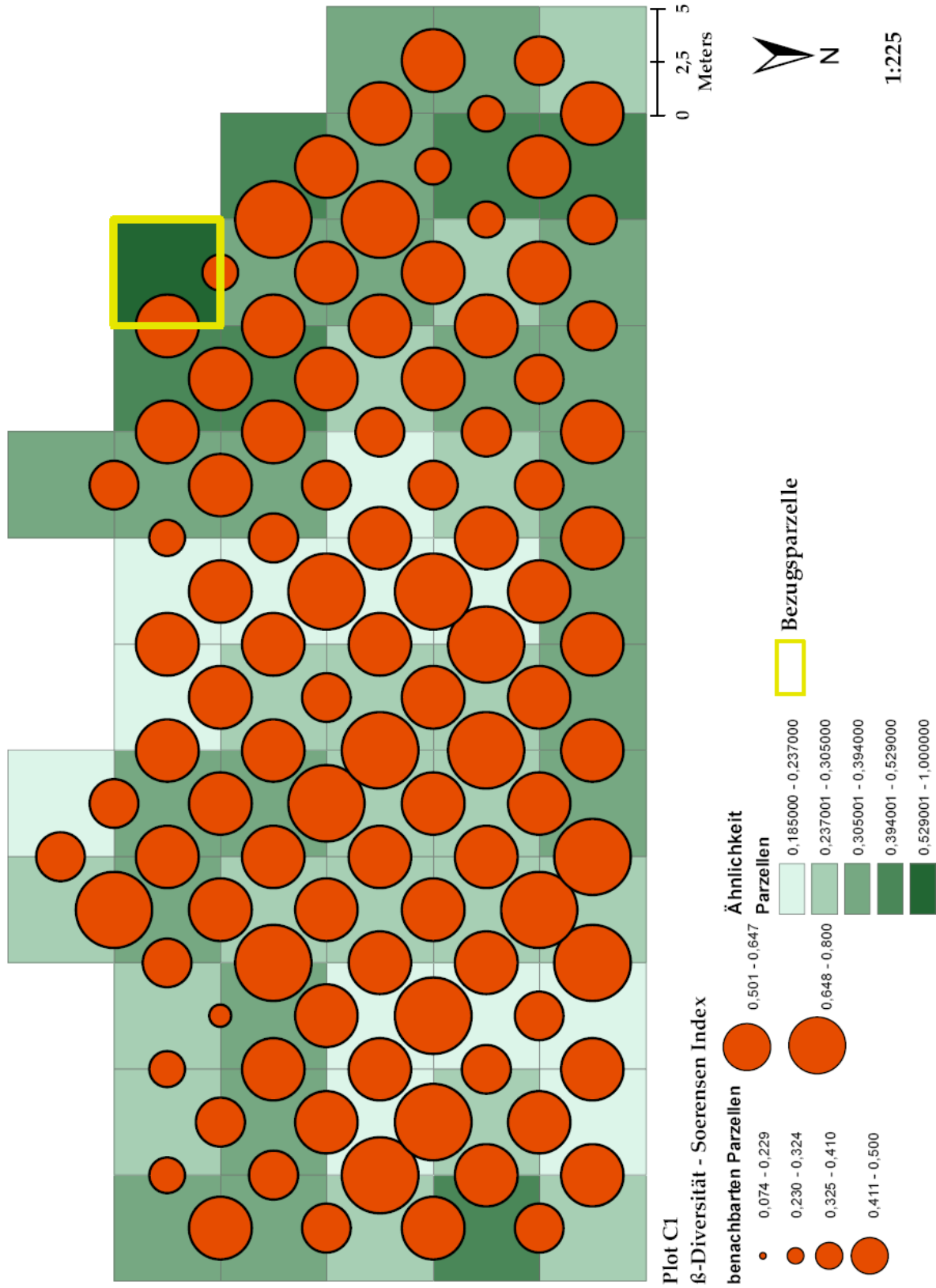


Abb.40:(Fortsetzung)



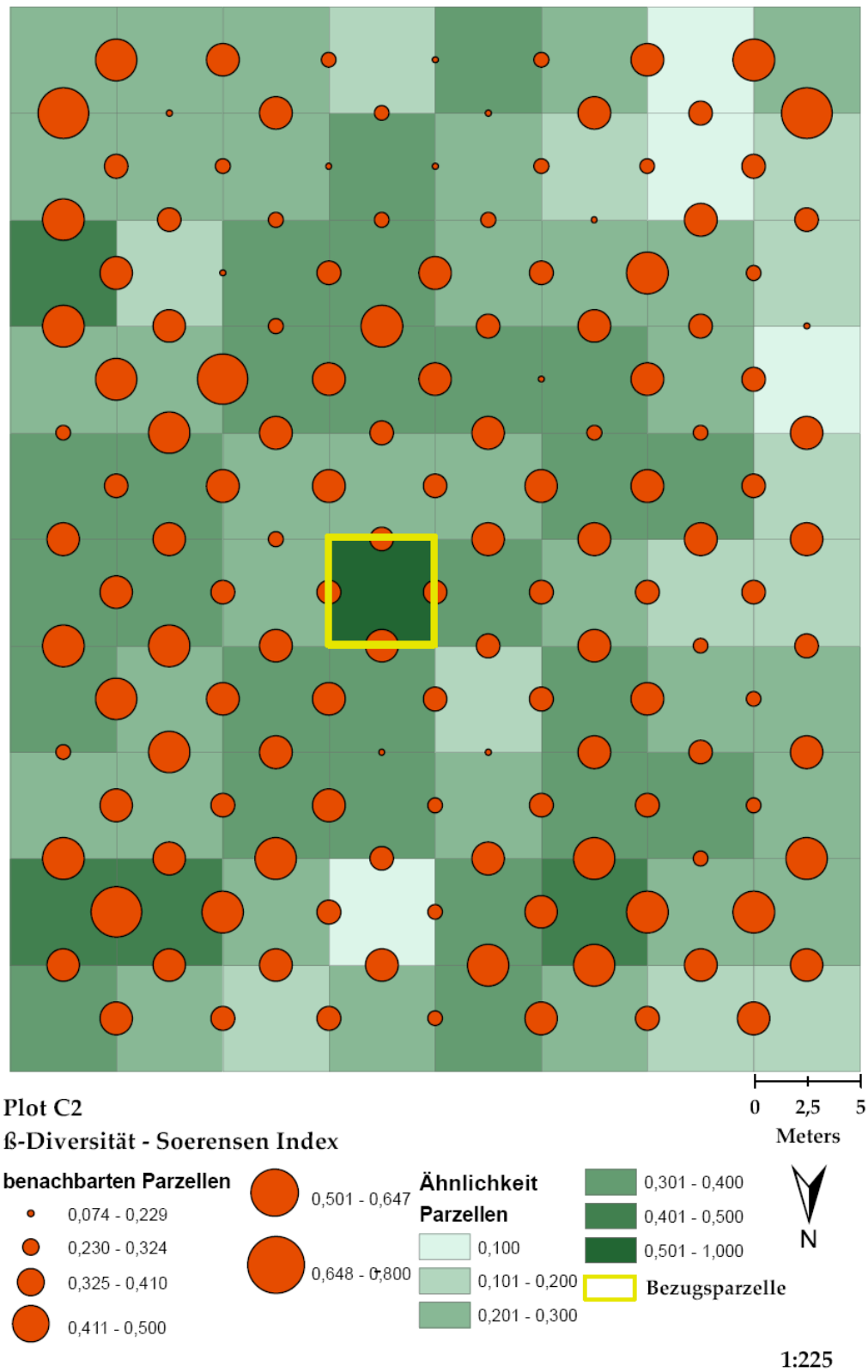
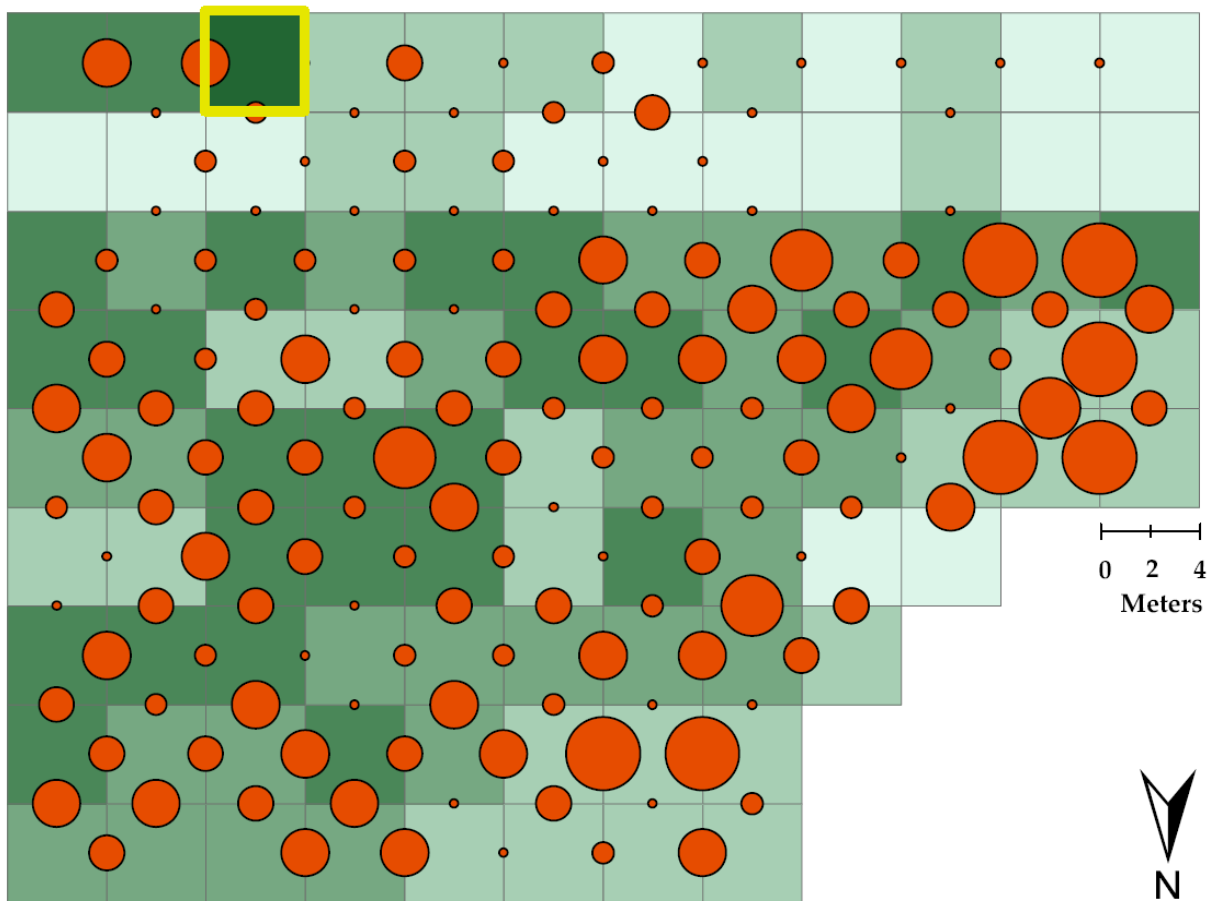


Abb.40:(Fortsetzung)



### Plot C3

#### $\beta$ -Diversität - Soerensen Index

##### benachbarten Parzellen

- 0,074 - 0,229
- 0,230 - 0,324
- 0,325 - 0,410
- 0,411 - 0,500

- 0,501 - 0,647
- 0,648 - 0,800

##### Ähnlichkeit

##### Parzellen

- 0,000000 - 0,085106
- 0,085107 - 0,206897
- 0,206898 - 0,317460
- 0,317461 - 0,500000
- 0,500001 - 1,000000

Bezugsparzelle

1:0

Abb.40:(Fortsetzung)

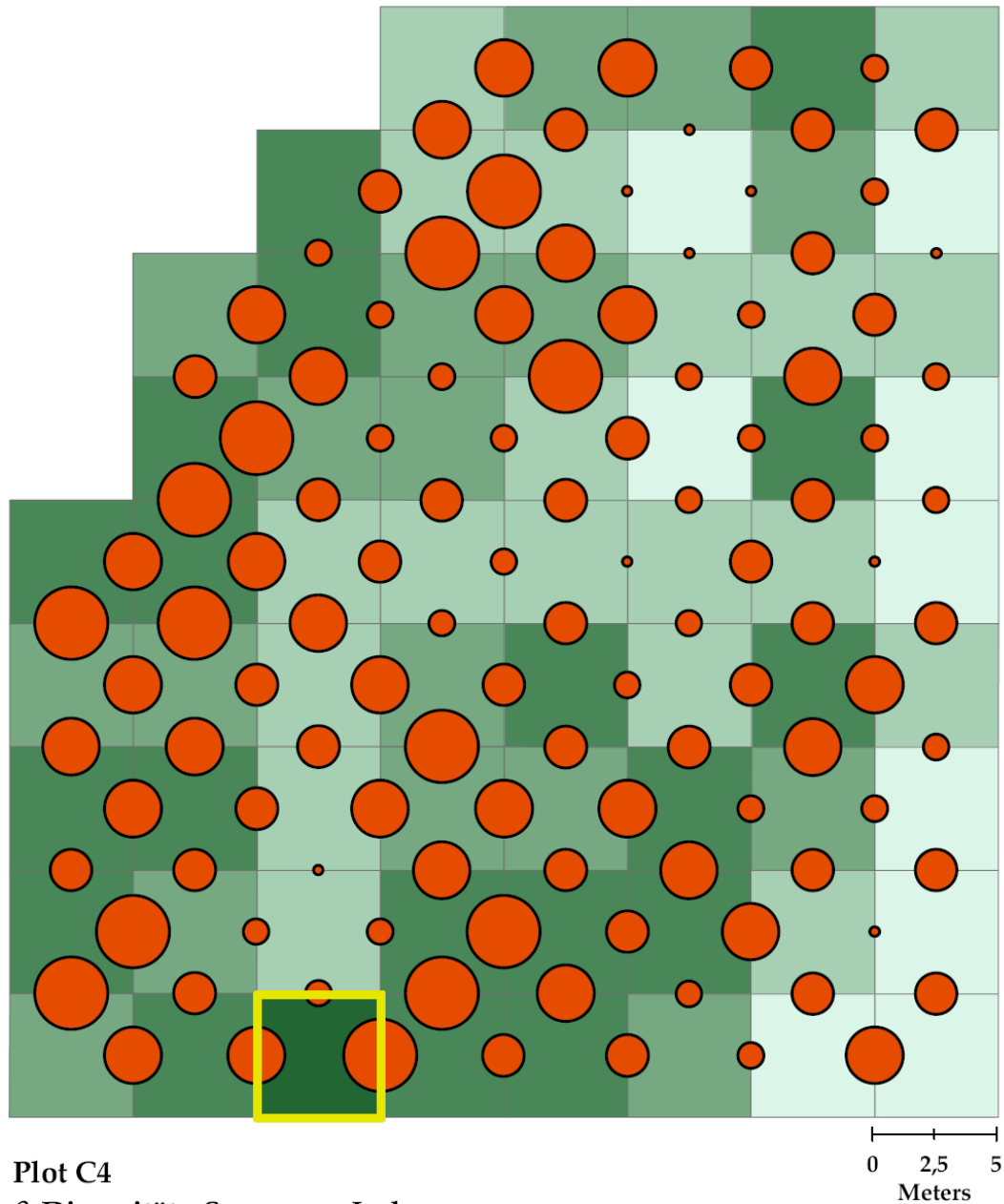


Abb.40:(Fortsetzung)

## 4.5. Die Struktur der Sekundärwälder

So wie für die floristische Zusammensetzung werden im nächsten Kapitel die Unterschiede der strukturellen Parameter zwischen den verschiedenen Sekundärwaldtypen bestimmt.

### 4.5.1. Relative Dominanz und relative Häufigkeit

Die Abb. 41 zeigt die relative Dominanz (Deckungsgrad in den einzelnen Strata) von Bäumen, Sträuchern, krautigen Pflanzen und Lianen im Bezug zum Alter der Wäldchen. Die aus den Parzellen kumulierten Werte relativer Dominanz variieren für Bäume zwischen 26% und 80%, für Sträucher zwischen 11% und 37%, für krautige Pflanzen zwischen 9% und 30% und für Lianen zwischen 3% und 29%. Die Bäume repräsentieren die dominante pflanzliche Lebensform der untersuchten Sekundärwälder, die tendenziell mit dem Alter der Wäldchen zunimmt (besonders deutlich für die Sequenz C1 – C4), aber nur für die Sträucher ergab sich eine signifikante (negative) Korrelation von Deckung und Plotalter. Tendenziell nimmt der Deckungsgrad der krautigen Pflanzen und Lianen ebenfalls mit dem Alter ab.

Abb. 42 zeigt die Beziehung der relativen Häufigkeit (Individuenzahl in den einzelnen Strata) der vier Lebensformen zum Alter des Waldes, die kein so klares Bild wie die Deckungsgrade ergeben. Eine signifikante Zunahme der Häufigkeit mit dem Alter ergibt sich bei den krautigen Pflanzen, eine tendenzielle Abnahme bei den Sträuchern. Die Lebensform Baum ist sowohl in den jungen Stadien der durch Feuer geschädigten Wäldchen, als auch bei den älteren Stadien der C-Reihe am höchsten, was dadurch erklärt werden kann, dass im feuergeschädigten Sekundärwald noch Bäume existieren, die das Feuer überstanden haben, während im Neuaufwuchs zwangsläufig die Bäume mit dem Alter zunehmen. Die Häufigkeit der Lianen zeigt eine schwach mit dem Alter

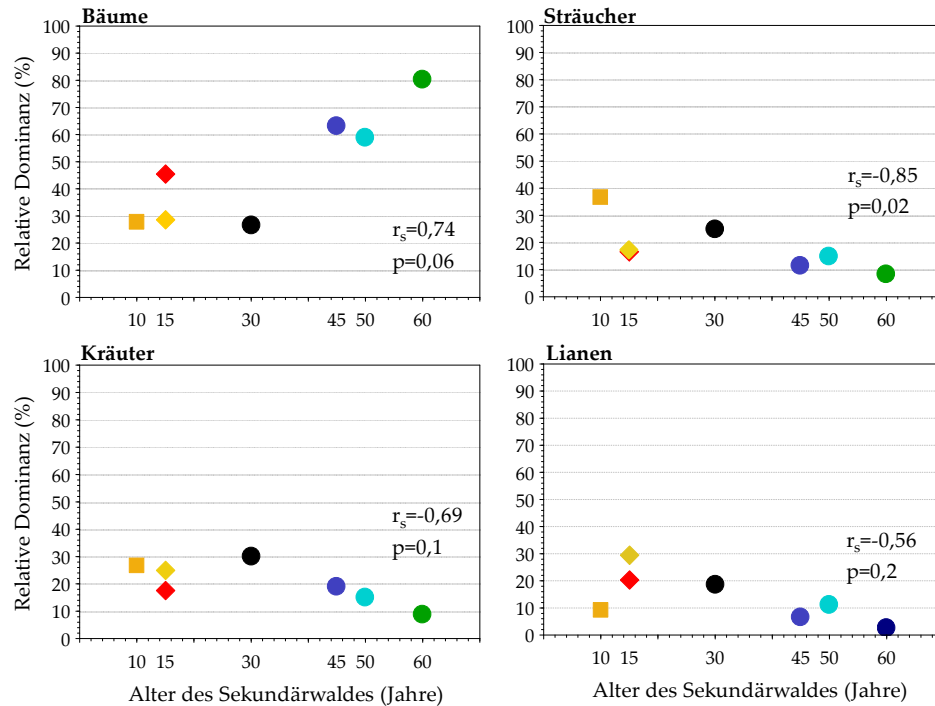


Abb. 41: Relative Dominanz der einzelnen pflanzlichen Lebensformen in Abhängigkeit vom Alter der untersuchten Sekundärwälder. Signaturen: D5 (■) Murgang; F1 (♦), F2 (◆) Sekundärwald nach Feuer; C1 (●), C2 (●), C3 (●), C4 (●) Sekundärwald auf hauptsächlich mechanisch gerodeten Flächen.

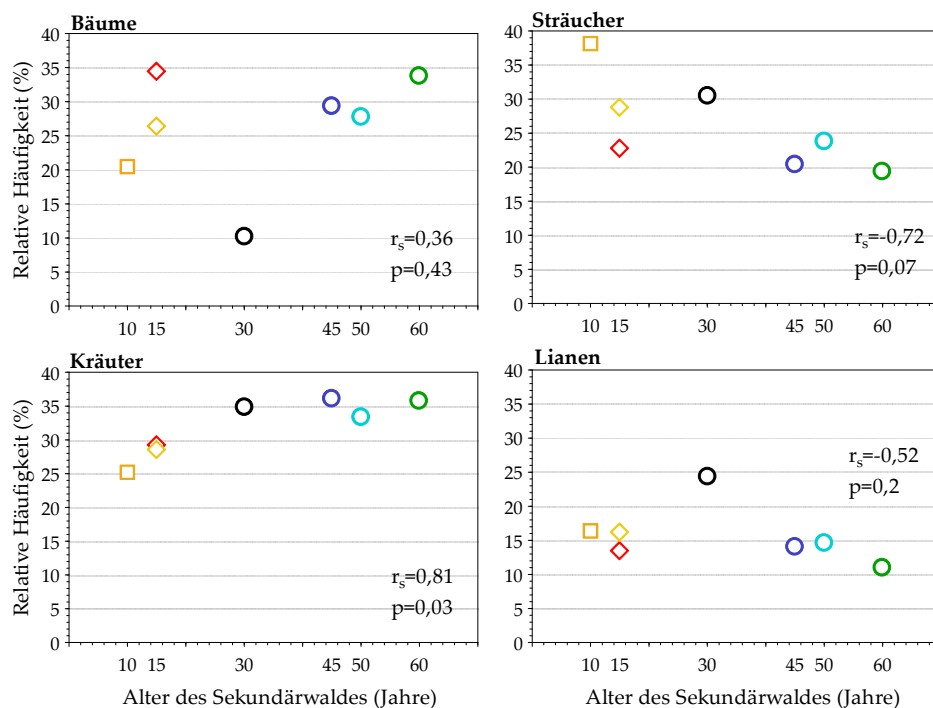


Abb. 42: Relative Häufigkeit der einzelnen pflanzlichen Lebensformen in Abhängigkeit vom Alter der Sekundärwälder. Signaturen wie in Abb. 41.

abnehmende Tendenz, wobei allerdings C1 durch den hohen Anteil an Chusquea aus der Reihe fällt. Wie im Fall der relativen Dominanz zeigen die Plots der C-Reihe einen klaren sequenziellen Zusammenhang, die den Unterschied im Störungstyp (Feuer, Murgang versus mechanische Rodung) auch hinsichtlich der Waldstruktur unterstreicht.

Die Abb. 43 zeigt die Beziehung zwischen dem relativen Deckungsgrad der einzelnen Lebensformen und ihrer relativen Häufigkeit. Nur Bäume und Sträucher zeigten den erwarteten signifikant positiven Zusammenhang der beiden Parameter. Kräuter treten zwar häufig auf, sind aber nicht dominant und Lianen sind weder häufig noch dominant. Die Lebensform Baum tritt im Plot F1 besonders häufig auf, jedoch nur mit einem mittleren Deckungsgrad. Dies deutet darauf hin, dass hier viele junge Bäume mit einem noch kleinen Kronendurchmesser stehen.

In Abb. 44 wurde die relative Dominanz der Sträucher, krautigen Pflanzen und Lianen in Beziehung zur relativen Dominanz der Bäume gesetzt. Es ergibt sich für die Sträucher und die krautigen Pflanzen ein hochsignifikanter negativer Zusammenhang, d.h. dass die Entwicklung der Baumschicht einen negativen Einfluß auf die des Unterwuchses hat. Auch bei den Lianen zeigt sich ein solcher Effekt, allerdings nicht statistisch signifikant. Der negative Einfluß des sich schließenden Kronendachs wird bei den älteren Stadien des Sekundärwaldes (C3, C4) besonders deutlich.

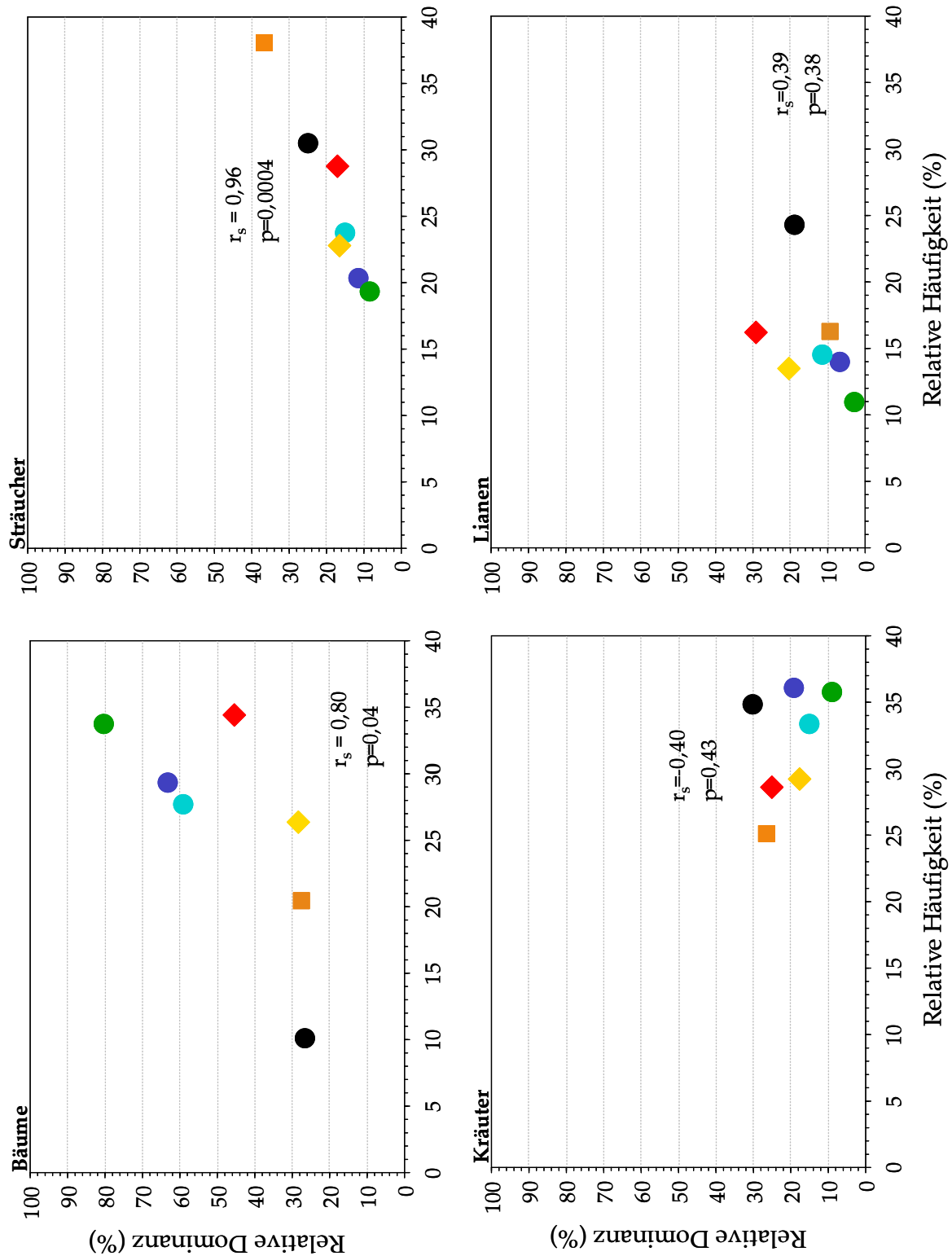


Abb. 43: Relative Dominanz und relative Häufigkeit der vier pflanzlichen Lebensformen in den 7 Sekundärwäldern. Signaturen: D5 (■) Murgang; F1 (◆), F2 (◆) Sekundärwald nach Feuer; C1 (●), C2 (●), C3 (●), C4 (●) Sekundärwald auf hauptsächlich mechanisch gerodeten Flächen.

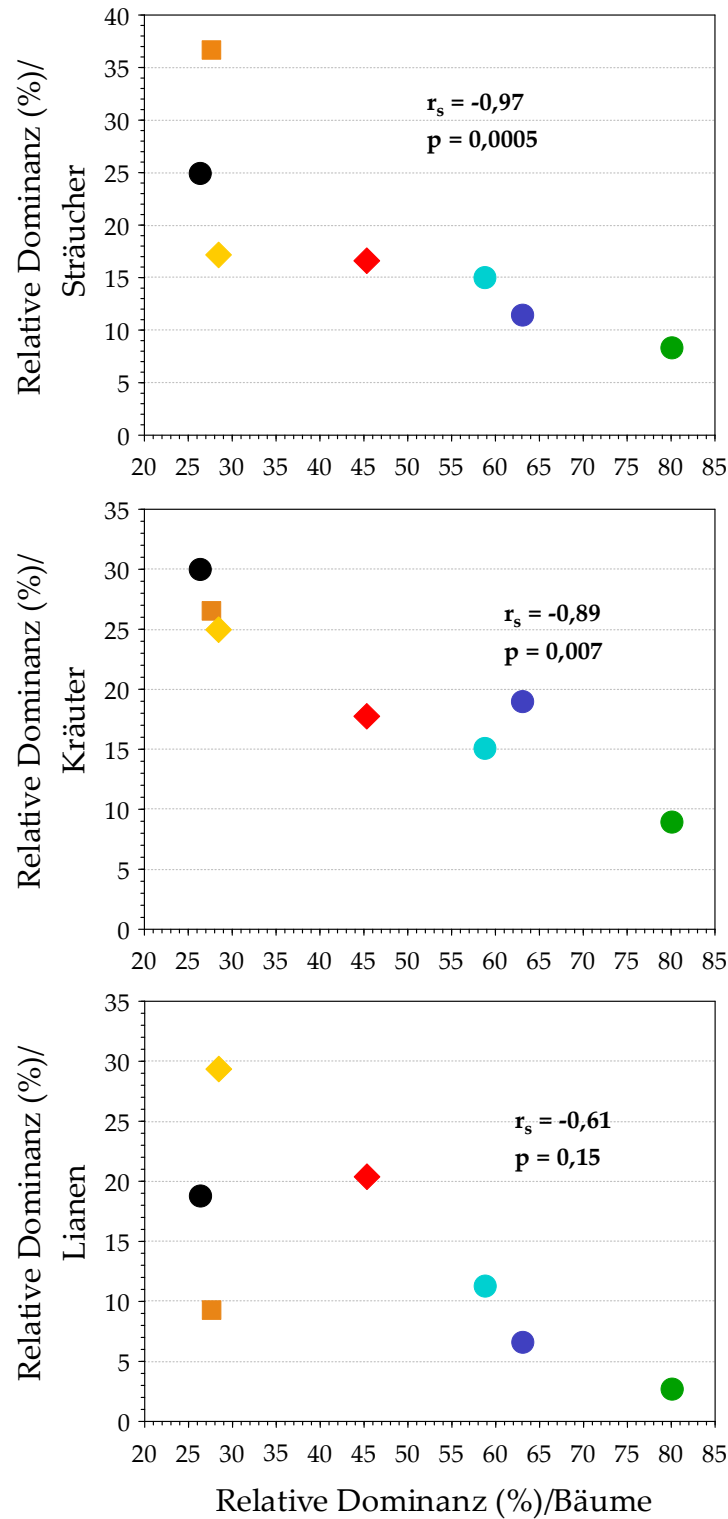


Abb. 44: Der Einfluß der Baumschicht (gemessen als Deckungsgrad) auf die Entwicklung der Sträucher, krautigen Pflanzen und Lianen (ebenfalls als relativer Deckungsgrad gemessen). Signaturen: D5 (■) Murgang; F1 (♦), F2 (♦) Sekundärwald nach Feuer; C1 (●), C2 (●), C3 (●), C4 (●) Sekundärwald auf hauptsächlich mechanisch gerodeten Flächen.



## 5. Diskussion

### 5.1. Pflanzliche Biodiversität und Lebensformen im tropischen Bergregenwald

Auf der Gesamtfläche von 1,5 ha der sekundären tropischen Bergregenwälder, über die diese Arbeit berichtet, wurden 779 Arten von Gefäßpflanzen der pflanzlichen Lebensformen Bäume, Sträucher, krautige Pflanzen und Lianen registriert. Tropische Bergregenwälder können im Einzelfall mit bis zu 1000 Gefäßpflanzenarten pro ha noch artenreicher sein, wie z.B. der Carrasco Nationalpark auf 2000m ü.N.N. (Ibisch 1996). Dieser Vegetationstyp gilt als derjenige mit dem größten Artenreichtum pro Fläche, was auch auf die andinen Bergregenwälder Südecuadors zutrifft, die die  $\alpha$ -Diversität der übrigen Vegetation der Anden bei weitem übertreffen (Sierra et al. 1999). Es erhebt sich aber die Frage, ob diese Feststellung der größten  $\alpha$ -Diversität auch auf die gestörten bzw. sekundären tropischen Bergregenwälder zutrifft. Auch hier ist, wie eingangs festgestellt, der Artenreichtum enorm, so dass von der pflanzlichen Biodiversität her gesehen, die Unterschiede zwischen den sekundären und den primären tropischen Bergregenwäldern eher gering sein dürften.

Trotz des vergleichbaren Artenreichtums sind die Artenspektren der gestörten und der ungestörten Wälder verschieden. Dies deutet darauf hin, dass Artenreichtum und Artenmuster nicht von einander abhängen, d.h. nicht korrelieren. Nach entsprechenden Berichten verhält sich dies bei den tropischen Tieflandregenwäldern ähnlich (Finegan 1996).

Verschiedene Autoren berichten, dass die Kräuter, Sträucher und Epiphyten die Lebensformen mit der größten Artendiversität in den ungestörten tropischen

Bergregenwäldern sind (Gentry and Dodson 1987, Ibisch 1996, Galeano et al. 1998). Dies mag mit der Steilheit des Geländes zusammenhängen, die wegen der Lücken im Kronendach generell ein helleres Lichtklima im Unterwuchs gewährleistet. Die Dominanz von Kräutern, Sträuchern und Epiphyten im Artenspektrum der Bergregenwälder trifft jedoch nicht auf die in dieser Arbeit untersuchten sekundären Bergwälder zu, in denen die Lebensform „Baum“ eine größere Diversität an Arten, Gattungen und Familien aufweist als die anderen Lebensformen der Gefäßpflanzen.

Auf den untersuchten 1,5 ha sekundärer Bergregenwälder wurden 213 Baumarten registriert. Dies ist im Vergleich zum Baumartenspektrum des ungestörten Waldes der RBSF ein beachtlich hoher Wert. Hier hat Homeier (2004) in 0,6 ha 183 Baumarten mit Individuen > 5 cm BHD verzeichnet, während er im gesamten Areal der Reserva (1000 ha) bis heute 230 Baumarten gefunden hat. Die durchschnittliche  $\alpha$ -Diversität der Bäume wird auf 150 Arten (mit Individuen >10 cm BDH) pro Hektar geschätzt (Homeier 2004).

Die artenreichsten Familien und Gattungen der Sekundärwälder sind die Asteraceen, Melastomataceen, Piperaceen, Araceen und Lauraceen, bzw. *Anthurium*, *Mikania*, *Piper*, *Peperomia* und *Miconia*. Mit Ausnahme der Familie der Araceen und den Gattungen *Anthurium*, *Mikania*, *Peperomia* sind dies auch die artenreichsten Familien und Gattungen der ungestörten Wälder der ecuadorianischen Anden (Ulloa and Jorgensen. 1995). Viele dieser Arten sind jedoch Pioniere und typisch für frühe Sukzessionsstadien; sie dehnen sich über relativ große Areale und Höhenstufen aus (Giraldo-Cañas 2001).

## 5.2. Die Arten-Areal-Relation

Sekundärwaldareale in einem Gebiet, das hauptsächlich Primärwald trägt, könnten im Sinne der inselbiogeographischen Theorie von MacArthur and Wilson (1967) behandelt werden. In diesem Falle sollte sich eine signifikante Relation zwischen der Größe der untersuchten Wäldchen und der Artenvielfalt herstellen lassen. Dies gelingt jedoch nicht: die  $\alpha$ -Diversität war auch bei gleichgroßen Plots (Abb. 21) signifikant unterschiedlich hoch, ebenso wie in den Plots verschiedener Größe. Das weist darauf hin, dass die biotischen und abiotischen Gegebenheiten des jeweiligen Standorts und nicht die Arealgröße die bestimmenden Faktoren für die Diversität sind.

Allerdings ergeben die Arten-Areal-Kurven nach dem von MacArthur und Wilson (1967) vorgeschlagenen Algorithmus tatsächlich einen Exponenten ( $z = 0,46$ , siehe Abb. 22), der nur geringfügig höher als der Durchschnitt (0,17 bis 0,40) für inselartige Habitate ist. Der Exponent reflektiert eine direkte Korrelation zwischen Fläche und Artenzahl, d.h. bei kleiner (Insel-)Fläche ist auch die Artenzahl niedrig:

Die Verwendung des inselbiogeographischen Modells für die Interpretation der Biodiversität der untersuchten Sekundärwälder wäre jedoch überaus schwierig. Sie würde nämlich die Abschätzung der Aussterbe- bzw. Auswanderungsraten der Arten in Bezug zur Rate des Diasporeneinputs erfordern. Man müsste die Gesamtheit der Pflanzenarten mit ihrem Vermehrungspotenzial im jeweils umgebenden Primärwald kennen, um diese Raten für die einzelnen Plots ermitteln zu können. Da dies nicht möglich ist, aber allein schon wegen des Artenreichtums der indigenen Bergregenwälder ist die Anwendung des Inselgesellschaftsmodells nicht möglich. Hinzu kommt, dass die Anwendung dieses Modells auf Ökosystemfragmente (Wilsey et al. 2005) nicht unumstritten ist und dass keineswegs sicher ist, dass die untersuchten

Sekundärwälder tatsächlich artenärmer als die Primärwälder sind. Entsprechend der „intermediate disturbance hypothesis“ könnte man sogar eine größere Artendiversität in dem einen oder anderen der Sekundärwälder erwarten.

### **5.3. Artendiversität und -zusammensetzung in der Sukzessionssequenz**

#### **5.3.1. Artendiversität**

Vergleichende Untersuchungen an Sekundärwäldern unterschiedlichen Entwicklungszustandes im bolivianischen Amazonien haben eine progressive Zunahme der Artendiversität mit zunehmendem Alter ergeben (Peña-Claros 2003). Dieser Befund unterscheidet sich jedoch von den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit, wo zwar eine große Variation der Artendiversität der einzelnen Plots, aber keine Korrelation mit dem Alter der Wälder festgestellt werden konnte.

So variiert die Artenzahl in Plots desselben Alters in signifikanter Weise (z.B. F1 und F2), und jüngere Sekundärwälder (z.B. F1, 15 Jahre alt) sind genauso artenreich oder sogar noch reicher als ältere. Somit kann die Diversität der untersuchten Sekundärwaldinseln (die ihren Ausgang von verschiedenartigen Störungen nahmen) nicht ausschließlich durch den Sukzessionsverlauf erklärt werden. Auch spiegelt das Alter der Wäldchen nicht notwendigerweise ihren wirklichen Reifezustand wieder, da in unterschiedlichem Ausmaß auch während der Regeneration noch vereinzelt Störungen auftraten, die das labile Gleichgewicht zwischen Zu- und Abwanderung von Arten und damit die Diversität veränderten.

Neben der Zeitspanne seit der letzten Störung gibt es weitere, z.T. interagierende Faktoren, die das Regenerationstempo des Waldes stark beeinflussen können (Finegan 1996, Guariguata and Ostertag 2001). Zumindest für die tropischen Tieflands-Sekundärwälder gilt, dass die Zunahme der Artendiversität schnell verläuft, wenn die frühere Bodennutzung moderat war und die Diasporenquelle nahe ist. Andererseits verzögern eine ehemalige intensive Weidenutzung und wiederholtes Abbrennen die Wiederbewaldung (Guariguata and Ostertag 2001).

Somit erscheint es schwierig, die in den Plots F1 und F2 vom Feuer verursachten Schäden trotz der verkohlten Stämme und der Aussagen der Finqueros genau zu definieren. Die hohe Artendiversität (insbesondere von Bäumen) spricht für eine schnelle Erholung der Vegetation. Da die beiden Wäldchen weit von der nächsten Diasporenquelle entfernt sind, kann man vermuten, dass die Intensität des Feuers nicht besonders stark war und ein Teil der ursprünglichen Vegetation überleben konnte. Ähnlich wie bei brandgeschädigten tropischen Tieflandswäldern (Guariguata and Ostertag 2001) begann die Sukzession auf einem bereits fortgeschrittenen Niveau, so dass die beiden Wäldchen in wenigen Jahrzehnten einen Artenreichtum erlangten, der dem von reifen Bergwäldern nicht nachsteht.

Diese Entwicklung unterscheidet sich grundsätzlich vom Regenerationsverlauf des Waldes in den Plots D5, C1 und C2. Hier wurde die ursprüngliche Vegetation entweder durch Kahlschlag (C1, C2) oder durch einen Erdrutsch (C5) völlig beseitigt und die Wiederbewaldung erfolgte sehr langsam, obwohl diese Flächen unmittelbar an den ungestörten Wald als Diasporenquelle angrenzen oder zumindest an Relikte des ursprünglichen Schluchtwalds. In den Plots C1 und C2 hängt die vergleichsweise geringe Diversität aber auch mit der hohen Dominanz von einigen wenigen Pionierarten, wie *Chusquea* spp., *Pteridium arachnoideum* und *Rubus floribundus* zusammen. Diese

Arten bilden eine sehr dichte Vegetationsdecke unter der ein schwaches Lichtklima herrscht, was das Aufkommen weiterer Arten behindert. Im Plot D5 wiederum ist die Bodendecke sehr dünn ist, nachdem der Oberboden durch einen großen Erdrutsch völlig abgetragen wurde.

Demgegenüber zeigt der Wald im Plot C4 keine Merkmale, die auf einen stärkeren Eingriff hinweisen. Über kleinere Flächen, die von kleinen Erdrutschen getroffen wurden, konnten neue Arten in den Wald eindringen und die Diversität erhöhen.

Das Fehlen einer Korrelation zwischen der Artenvielfalt und dem Alter der Sekundärwälder wird auch bei Betrachtung der einzelnen pflanzlichen Lebensformen deutlich. Die größten Unterschiede im Artenreichtum der einzelnen Plots ergaben sich bei den Bäumen. Aber auch hier zeigt sich, dass die jüngeren Wäldchen (D5, F2, vor allem F1) ebenso hohe Artenzahlen erreichen können wie die älteren. Zweifellos zeigt aber ein höherer Artenreichtum an krautigen Pflanzen und Sträuchern (D5) ein verhältnismäßig junges Entwicklungsstadium des Sekundärwaldes an.

Wo aber ein Anstieg der Baumarten mit dem Alter der Sekundärwälder beobachtet werden kann, ist die Chronosequenz der Plots C1 bis C4, die in der zweidimensionalen Ordnungsgrafik *ISOMAP* deutlich wird (Abb. 34). Diese Beobachtungen stimmen mit den Ergebnissen der Untersuchung einer langen Sukzessionssequenz nach Bränden und landwirtschaftlicher Nutzung in Kolumbien und Venezuela überein (Saldarriaga et al. 1988). Die Autoren folgerten aus ihren Beobachtungen, dass in der Sukzession nach einer Störung die Zunahme der Artendiversität der Erholungsrate der ursprünglichen floristischen Zusammensetzung, Struktur und Biomasse deutlich vorseilt.

Obwohl die Unterschiede in der Artendiversität der einzelnen Plots nicht signifikant waren, wiesen die krautigen Pflanzen im Allgemeinen eine größere Artenvielfalt als die Sträucher und Lianen auf. Dies erklärt sich zum einen dadurch, dass in der Sukzession die Phase einer krautigen Vegetation der Busch- und Baumphase vorausgeht (Hartig 2000) und deshalb die jüngeren Waldstadien noch sehr krautreich sind (Finegan 1996, Guariguata and Ostertag 2001, Capers et al. 2005). Zum andern muss man berücksichtigen, dass auch in den älteren Wäldchen die Struktur des Kronendachs lückig ist und einen stärkeren Lichteinfall bis zum Boden und somit einen dichteren Unterwuchs ermöglicht und schließlich auch Störungen, z.B. durch kleinere Murgänge in schon fortgeschrittenen Sekundärwäldern auftreten können (z.B. C3), die wiederum Arten der frühen Sukzessionsstadien, d.h. Kräuter begünstigen.

Innerhalb der Strauchschicht der Sekundärwälder ist es schwierig Sukzessionsmuster zu erkennen. In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, dass in den Artenlisten dieser Schicht auch der Jungwuchs von Bäumen auftaucht. Dies betrifft besonders die Gattungen: *Miconia*, *Palicourea*, *Psychotria*, *Faramea*, *Chamaedorea*, *Spirotheca*, *Siparuna*, *Wettinia*, *Gaultheria*, *Hesperomeles*, *Schefflera*, *Freziera*, *Alchornea*, *Cybianthus* und verschiedene Arten der Myrtaceen. Dies entspricht auch der Situation in den tropischen Tieflandswäldern, wo die Artenvielfalt des mittlere Stratum mit 10- bis 30jährigen Pionier-Arten und mit Jungpflanzen von langlebigen Pionierbaumarten hoch ist, die dann zwischen die 75- bis 100-jährigen Sukzessionsstadien dominieren (Saldarriaga et al. 1986, Finegan 1996, Guariguata and Ostertag 2001).

Die Lianen sind mit durchschnittlich 25 Arten pro Plot die artenärmste pflanzliche Lebensform. Insbesondere in jüngeren Sukzessionsstadien sind sie aber ein wichtiges Element der Vegetation mit relativ hohen Dominanzen zu sein. Mit 35 Arten deutlich

über dem Durchschnitt liegt der Plot F1, was man als Einfluss des Feuers als Störungstyp interpretieren kann.

### 5.3.2. Floristische Zusammensetzung: $\beta$ -Diversität

Diese Untersuchung stützt sich auf die Analyse der Sukzession in Sekundärwäldern, die nach Erdrutschen, Bränden und mechanischer Rodung entstanden sind. Ausgenommen sekundäre Ereignisse, wie weitere kleine Erdrutsche, Hegemaßnahmen an den Rändern etc. kann man davon ausgehen, dass die Vegetation der Parzellen eines Plots gleich alt ist, wobei, wie oben angedeutet, im Laufe der Sukzession neue Arten hinzukommen und vorhandene verschwinden. Es sollte also möglich sein, aus dem jeweiligen Artenspektrum Rückschlüsse auf das Alter der Vegetation zu ziehen.

Das Spektrum der Vertreter der im Gebiet wichtigsten, weil artenreichsten Familien und Gattungen änderte sich trotz der hohen Diversität im Laufe der Sukzession nur wenig. Im Durchschnitt erreichte jeder Plot eine Diversität von 59 Familien und 89 Gattungen.

Altersabhängige Änderungen in der Artenzusammensetzung ergaben sich jedoch in den 4 Strata, wie es auch von Guariguata et. al. (1997) und Peña Carlos (2003) für die Sukzession in Sekundärwäldern beschrieben wurde.

Der Nachweis des altersabhängigen „Turnovers“ von Strukturelementen in den Plots und Parzellen ist wegen des großen Anteils (durchschnittlich fast 50%) der Arten mit geringem oder sehr geringem Deckungsgrad nicht einfach. Hinzu kommt, dass viele dieser Arten hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche wenig selektiv sind und oft auch Elemente des Primärwalds darstellen. Dies trifft umso mehr, als die Primärwälder durch die häufigen Bergrutsche eine im Vergleich zur „normalen“ Mosaikklimax enorm



verstärkte Dynamik mit vielen Regenerationsflächen unterschiedlicher Progression aufweisen (Kessler 1999).

Aber nur wenige Arten sind mit hohen Häufigkeits- und Dominanzwerten (aber unterschiedlichem Anteil an den 4 pflanzlichen Lebensformen) in allen Plots vertreten. Insgesamt handelt es sich gerade einmal um 1,3% aller registrierter Gefäßpflanzenarten. Ihr Vorkommen zeigt keinen Bezug zum Alter der Plots. Jedoch könnten einige von ihnen als Indikatoren für den Störungstyp oder für bestimmte ökologische Gegebenheiten des Standorts dienen.

In der Strauchschicht, bei den krautigen Pflanzen und Lianen gibt es nur wenige Arten mit großer Häufigkeit und hoher Dominanz, weshalb bei diesen Lebensformen keinen großen Unterschiede zwischen den einzelnen Plots festgestellt wurden. Die häufigsten Vertreter bei den Sträuchern sind die Asteraceen *Munnozia senecionidis*, als dominante Charakterart eines frühen Sukzessionsstadiums und die besonders auf älteren Erdrutschen und aufgegebenen Weiden häufige *Ageratina dendroides* (Ohl 2000, Ohl and Bussmann 2004).

Unter den krautigen Pflanzen ist der Adlerfarn *Pteridium arachnoideum* eine häufige und dominante Art, die sich wegen ihrer ökologischen Ansprüche in gut belichteten, offenen Arealen ansiedelt (Tryon and Tryon 1982) und wegen ihrer Feuerverträglichkeit ein sicherer Indikator für Störungen durch Brand ist. In Arealen mit einem geschlossenen Kronendach, wie im Plot C4, kam diese Starklicht-Art überhaupt nicht vor.

Der Bambus, *Chusquea spec.*1 war nicht nur in allen Plots vertreten, sondern ist auch hinsichtlich der Dominanz und Häufigkeit die wichtigste Art der untersuchten Sekundärwälder. Allerdings war eine direkte Korrelation mit dem Alter der Wäldchen

nicht festzustellen. Die höchste Dominanz erreichte die Art in den beiden vom Feuer betroffenen Plots (84 % bzw. 86 % Deckung). In diesen Flächen erreichte der Bambus bis zu 7 m Höhe und war damit auch Bestandteil der Baumschicht. Ebenfalls in der Baumschicht fand sich der Baumbus in den Plots C3 und C4, allerdings mit wesentlich geringerer Dominanz. Areale mit starkem *Chusquea spec.1*-Vorkommen sind Lichtungen und offene Flächen innerhalb der Plots. Eine andere *Chusquea*-Art tritt weniger häufig auf und ist nur im Plot D5, im Murenbereich dominant, wahrscheinlich, weil der Boden keine richtig Humus-Schicht besitzt, denn *Chusquea* bevorzugt nährstoffreiche humose Böden (Kessler 1999).

Die ökologische Rolle des Bambus ist jedoch noch nicht klar. Nach Untersuchungen von (Stern 1995, Kessler 1999) in Bolivien und Ecuador, kolonisieren diese Arten Rohböden, überwuchern Lichtungen, hindern das Wachstum anderer Pflanzenarten, ja sogar die Regeneration von Bäumen in reifen Wäldern. So wird auch *Chusquea* als ein typisches floristisches Strukturelement des reifen Waldes betrachtet (Kappelle 1996, Paulsch 2001): hingegen konnte Bussmann (2005) in einer neueren Arbeit im Areal der RBSF eine ökologische Rolle von *Chusquea* sp bei der Regeneration des Waldes auf Erdrutschen nicht nachweisen.

Im Gegensatz zu den Sträuchern und krautigen Pflanzen war die Variabilität der floristischen Zusammensetzung der Baumschicht in den verschiedenen Sukzessionsphasen hoch, sogar zwischen gleichalten Wäldchen und solchen, die aus dem gleichen Störungstyp resultierten (F1 und F2). An Standorten, wo die Artenvielfalt der Bäume noch klein ist (z. B. in den Plots D5 und C1), dominieren einige wenige Pionierarten wie *Myrica pubescens*, *Viburnum obtectum* und *Piptocoma discolor*; diese treten in Standorten mit höherer Artendiversität zwangsläufig zurück. Der Baumfarn *Cyathea caracasana* wurde in allen untersuchten Plots registriert. Er gilt als ökologisch

anspruchslos und als ein Generalist (Arens 2001), der nicht als Zeiger für ein bestimmtes Sukzessionsstadium oder für einen bestimmten Störungstyp verwendet werden kann. Wegen der Variabilität der Artenzusammensetzung in den einzelnen Sukzessionsstadien eignen sich die meisten der Baumarten nicht als Indikatoren für ein bestimmtes Stadium. Trotzdem weisen späte Sukzessionsstadien, wie sie in den Plots C3 und C4 vertreten sind, Baumarten auf, die für diese Stadien typisch sind, wie z.B. *Tapirira guianensis*, *Trichillia spec.1*, *Prunus spec* und verschiedene Arten der Gattungen *Hedyosmum* und *Aniba*.

Unter den Lianenarten gibt es krautige und verholzende Arten, die aber alle im Boden und nicht in Astgabeln etc. wurzeln. Sie gehören nur wenigen Gattungen an: *Mikania*, *Smilax*, *Bomarea*, *Dioscorea*, *Oligactis*, *Phaseolus*, *Valeriana*, *Viola* und *Paullinia*.

Die Gattung *Mikania* ist weit verbreitet und wurde folglich in allen Plots registriert. In höheren Lagen dominieren die Asteraceen-Arten das Spektrum der Schlingpflanzen. Als Standort-spezifisch wurden Vertreter der Gattungen *Oligactis* und *Phaseolus* im Plot D5 registriert. Als Indikator für Störung durch Brand kann die Gattung *Bomarea* gelten, die auf solchen Flächen (F1 und F2) mit verschiedenen krautigen Lianenarten vorkommt. Ihre auffallenden roten und orangen Blüten werden von Kolibris bestäubt. Die Gattung *Paullinia* wurde nur im späten Sukzessionsstadium (Plot C4) gefunden.

#### 5.4. Sukzessionsstadien

Die in dieser Arbeit gefundenen Ergebnisse legen die Vermutung nahe, dass die sekundären Bergregenwälder der RBSF dem allgemeinen, von Finegan (1996) vorgeschlagenen Modell der Sukzession entsprechen. Nach diesem Modell kann der Zeitraum der ersten 100 Jahre in 3 Phasen unterteilt werden, die sich durch

unterschiedliche Artenzusammensetzungen charakterisieren lassen. Mit dem Ende der ersten Phase nehmen die Sträucher, krautigen Pflanzen und Lianen infolge Beschattung durch die Pionierbäume stark ab. Diese bilden bald ein geschlossenes Kronendach bilden und dominieren nun die zweite Phase der Sukzession, die 10 bis 30 Jahre währen kann. In der Folge werden die frühen Pioniere dann durch langlebige Pionierbaumarten abgelöst, die höhere Ansprüche an das Habitat stellen und in einem Zeitraum von 75 bis 100 Jahren den Übergang zum ursprünglichen Waldtyp repräsentieren. Für das späte Sekundärstadium ist ein Unterwuchs typisch, der von schattentoleranten Arten gebildet wird.

Trotz der unterschiedlichen Entwicklungsstadien der Baumschicht in den einzelnen Plots dieser Untersuchung liegt der Schluss nahe, dass diese dem zweiten oder dritten Sukzessionsstadium zuzuordnen sind. Jedoch ist eine genauere Differenzierung schwierig, weil die Sträucher, Kräuter und Lianen nicht einfach verschwinden, sondern auch noch im reifen Sekundärwald, wenn auch mit geringer Dominanz auftreten. Das Vorkommen von Palmen ist andererseits wieder ein Merkmal für ein spätes Sukzessionsstadium (Capers et al. 2005).

### **5.5. Störungstyp**

Im Kapitel 3.2.2 wurden die anthropogenen Aktivitäten der vergangenen 60 Jahre im Untersuchungsgebiet rekonstruiert. Dabei wurden die Störungen bzw. die Vernichtung des ursprünglichen Waldes in groben Zügen charakterisiert und zeitlich determiniert. Die Charakterisierung erfolgte hinsichtlich der zeitlichen Länge, der Ursache, der Intensität und der Häufigkeit der Störung. Die Charakterisierung der Störungen ist deshalb so wichtig, weil sie im Grunde die hauptsächlich bestimmenden Faktoren für die Diversität und Dominanz der Arten sind und auch die Struktur der Sekundärwälder

bestimmen (Mackey and Currie 2000). Störungen betreffen in der Regel alle Strukturelemente eines Waldes, die Bäume, Sträucher, Lianen und die krautigen Pflanzen, aber natürlich auch die anderen Organismen, kurz die ganzen Biozönosen (Pickett and White 1985, Mackey and Currie 2000, White and Jentsch 2001).

Im Untersuchungsgebiet treten neben den anthropogenen auch natürliche Störungen des Waldes in Form von Bergrutschen und Murgängen auf. Da jede Störung durch ihre Ursachen und ihre Effekte charakterisiert werden kann, ist möglich, im Untersuchungsgebiet anthropogene und natürliche Störungen zu unterscheiden. Die Sekundärwälder der Plots D5, C3 + C4 gehen hauptsächlich auf natürlichen Störungen, d.h. kleinere oder größere Bergrutsche zurück, während die Wäldchen der Plots F1, F2, C1 und C2 sicherlich auf menschliche Aktivitäten zurückgehen, als da sind: Feuer, mechanische Rodung für den Wege- und Kanalbau und die Errichtung von Überlandleitungen.

### **5.5.1. Anthropogene Störungen:**

#### **5.5.1.1. Feuer**

Die Areale der Plots F1 und F2 (Abb. 8) brannten nach der Mitteilung des Besitzers vor ungefähr 15 Jahren ab. Es war ein einmaliges Ereignis und für weitere großflächige Störungen gibt es keine Hinweise. Die vereinzelt noch stehenden verkohlten Stämme zeigen, dass das Feuer den ganzen damaligen Schluchtwald und damit auch die Areale der beiden Plots ergriff. Wie weit jedoch die gesamte Vegetation verbrannte oder durch die entstehende Hitze abgetötet wurde (Hartig and Beck 2003) lässt sich heute nicht mehr mit Sicherheit feststellen. Es ist bekannt, dass durch Hitze geschädigte Pflanzen oft verstärkt blühen, Samen bilden und dann absterben. Derartiges könnte auch in F1 und F2 stattgefunden haben.

Gegenwärtig sind diese Sekundärwäldchen isoliert inmitten eines Mosaiks von landwirtschaftlich genutzten bzw. schon wieder aufgelassenen Flächen, auf denen sich eine mehr oder weniger stabile Unkrautvegetation ausgebreitet hat. Es handelt sich um große Flächen, die vom Adlerfarn (*Pteridium arachnoideum*) und von Sträuchern aus den Familien der Asteraceen (*Baccharis*, *Ageratina*), Melastomataceen (*Brachyotum*, *Tibouchina*, *Monochaetum*) und Ericaceen (*Cavendishia*, *Gaultheria*) dominiert werden. Die Randzonen der Plots F1 und F2 unterliegen einem fortwährenden Samen- bzw. Sporeneintrag aus dieser Unkrautvegetation und von den noch aktiven Weideflächen aus dringt auch immer wieder Vieh in die Wäldchen ein. Allerdings ist die Vegetation dort vor allem durch den Bambus (*Chusquea spec.1*) so dicht, dass auch diese Störungen auf die Randzonen beschränkt bleiben.

#### **5.5.1.2. Rodung mit mechanischen Mitteln**

Anders als die Wäldchen D5, F1 und F2, sind die Plots C1, C2, C3 und C4 keine isolierten Waldrestbestände. Sie sind Wäldchen in der Störungszone des „Camino Canal“ und grenzen hangaufwärts unmittelbar an den (vermutlichen) Primärwald der RBSF an.

Die Regeneration des Waldes im Areal von Plot C2 begann vor ca. 45 Jahren (Abb. 5), nachdem der ursprüngliche Wald aus welchen Gründen auch immer völlig gerodet worden war. Damals war das Land noch in Privatbesitz und landwirtschaftliche Nutzung ist trotz der verhältnismäßig kleinen Fläche nicht ausgeschlossen. Es gibt jedoch weder Berichte noch andere Indizien, dass Feuer zur Rodung verwendet worden war. Ende der 60er Jahre erfolgte eine neue Störung durch den Kanalbau bzw. die Verlagerung des Kanals, in den Berg hinein, wobei weitere Waldflächen gerodet wurden. Auch ereigneten sich auf den Flächen, unabhängig ob bewaldet oder waldfrei,

immer wieder beträchtliche Erdrutsche. Im Fall des Plots C3 zeigen die Luftbilder aus dem Jahr 1962 allerdings nur kleinere Erdrutsche, so dass dieser Wald zum Teil seine ursprüngliche Vegetation behalten hat. Der Bau des Kanals und des Weges hat das Gelände dort aber instabilisiert, so dass bis zum heutigen Tag vor allem in der Regenzeit immer wieder Erdrutsche und Muren abgehen. Dies betrifft vor allem die Flanken der Wäldchen von C2 und C3.

Das Areal, auf dem sich Plot C1 befindet wurde mit Sicherheit früher landwirtschaftlich genutzt. Das beweisen nicht nur die Überreste des ehemaligen Hauses, sondern auch eine Reihe von in einer Finca kultivierten Pflanzen, Zierpflanzen, Obstsorten und Weidegräser. Das häufige Vorkommen des Adlerfarns in diesem ganzen Areal spricht dafür, dass im Zuge der Bewirtschaftung auch Feuer eingesetzt wurde. Wann die landwirtschaftliche Nutzung aufgegeben wurde, ließ sich nicht ermitteln. Auf den Luftbildern der 80er Jahre ist dieses Gelände noch völlig waldfrei. Seitdem scheint sich der Wald ohne weitere große Störung zu regenerieren.

Letztendlich bringt der Wald auf der Parzelle C4, der sich in der Schlucht (Q2) fern von Störungen befindet, die besten Entwicklungscharakteristika zum Ausdruck (Abb. 8).

### **5.5.2. "Natürliche" Störungen**

#### **5.5.2.1. Erdrutsche**

Nach der Auffassung von Stern (1995) sind Hangrutsche für die Erhaltung der Artendiversität in den tropischen Bergen wichtig. Sie ereignen sich nicht nur auf gerodeten Flächen sondern auch auf bewaldeten Hängen unter besonderen geomorphologischen geologischen und klimatischen Bedingungen (Guariguata 1990). Hangrutsche sind in der RBSF eine sehr häufige Erscheinung, was mit dem stark Wasser

aufnehmenden Oberboden, der Steilheit des Geländes und den starken Niederschlägen, zusammen hängt.

Die Vegetation der des Plots D5 ist ein Relikt eines ursprünglichen Schluchtwaldes. Das große Gefälle und die Zunahme der Wasserführung der Bäche in den Schluchten während der Hauptregenzeit führen immer wieder zum Abgang von Muren in den Quebradas (Mitteilung der Finqueros). Aber seit Menschengedenken war diese Mure die einzige schwere Störung in dieser Schlucht. Obwohl sie von Weideland umgeben ist, verhindern das extrem steile Gelände und die dichte Vegetation das Eindringen der Weidetiere in das sich regenerierende Wäldchen.

### **5.6. Die Beziehungen zwischen der $\alpha$ - und der $\beta$ -Diversität**

Erwartungsgemäß ergab sich eine direkte Korrelation zwischen der  $\alpha$ -Diversität der Parzellen und des Plots. In Anbetracht des großen Artenreichtums sowohl der Parzellen als auch der Plots impliziert dies, dass sich die Parzellen eines Plots hinsichtlich der Artenzahlen nicht scharf voneinander abheben (Loreau 2000) und umgekehrt, dass sich die hohe lokale Artendiversität proportional in den Parzellen widerspiegelt.. Artenreiche Parzellen bedeuten aber auch Koexistenz vieler Arten und keine erdrückende Konkurrenz einiger weniger, viel Biomasse produzierender Arten.

Die Unterschiede zwischen den Pflanzengemeinschaften in den verschiedenen Biodiversitätsniveaus können unter anderem aus den lokalen Beziehungen der Arten untereinander resultieren und sind zwangsläufig mit Unterschieden in den Standortsfaktoren verbunden. Gemäß den bestehenden Theorien haben diese Faktoren den dominanten Einfluss auf die Diversität (Kluth and Bruelheide 2004).



### 5.7. Ähnlichkeit zwischen Plots und Parzellen

Die Platzierung der Plots in der *ISOMAP*-Ordination ermöglichte das Erkennen ökologischer Zusammenhänge und verschiedener (abiotischer) Faktoren, die die Entwicklung der Sukzession in den untersuchten Sekundärwäldern bestimmen und so die Anordnung der Plots in der mehrdimensionaler Graphik der floristischen Ähnlichkeit festlegen.

Mit Ausnahme der Plots F1 und F2, die eine sehr große Ähnlichkeit zeigen, war die Ähnlichkeit zwischen der übrigen Plots nicht sehr hoch. Dies könnte durch die große Zahl an wenig häufigen Arten („Differenzial-Arten“) bedingt sein, die in allen Plots registriert wurden. Sie stellen 76 % aller Arten dar.

Trotz der geringen Ähnlichkeit der Plots konnte ein klarer Einfluss des Störungstyps auf die Entwicklung des Sekundärwaldes festgestellt werden. Zumindest gilt dies für die in dieser Arbeit untersuchten Störungstypen Brand, Erdbeben und mechanische Rodung. Dennoch ist die Prognose von Sukzessionsabläufen, besonders im anthropogenen Szenario schwierig, denn die menschlichen Eingriffe erhöhen die Komplexität des Sukzessionsablaufs. Überdies ist die Regeneration der Vegetation in hohem Maße von den jeweiligen Standortbedingungen und ihrer Interaktion und ggf. von der zwischenzeitlichen Bodennutzung abhängig (Guariguata and Ostertag 2001).

Auf der ersten Koordinate der *ISOMAP*-Graphik ordnet sich die Gruppe der Sekundärwälder (C1 bis C4), die sich auf gänzlich oder teilweise gerodeten Flächen entwickelt haben in einer Sequenz an, die der fortschreitenden Regeneration entspricht. Unabhängig von ihrem Alter passen sich die übrigen Plots nicht in diese Chronosequenz ein. Daraus kann man auf andersartige Regenerationsverläufe schließen,

die vom Typ der Störung bestimmt werden. Damit ergäbe sich aus dem Typ der Störung auch ein bestimmter Typ der Sukzession.

Die Anordnung der Plots entlang der *ISOMAP*-Ordinate zeigt die höchsten Werte für die vom Feuer betroffenen Plots F1 und F2, den niedrigsten Wert für D5, den Sekundärwald auf besonders nährstoffarmem Muren- d.h. Unterboden. Bekanntlich verursacht das Abbrennen der tropischen Vegetation einen Nährstoffpuls, der das Aufkommen der neuen Vegetation enorm fördern kann. Die *ISOMAP*-Ordinate entspricht also einen Nährstoffgradienten mit den höchsten Werten für F1 und F2. In einer bodenkundlichen Studie hat Wilcke (2003) die Nährstoffsituation der Erdrutsch-Böden verschiedenen Alters untersucht. Er konnte keine signifikanten Unterschiede in der Nährstoffverfügbarkeit des Unterbodens feststellen; jedoch hatten die Oberböden auf den Murgängen hohe C/N-, C/P- und C/S-Werte und damit einen signifikant niedrigeren Nährstoffgehalt und eine geringere Nährstoffverfügbarkeit (Wilcke et al. 2002, Wilcke et al. 2003). Dem entspricht die tiefe Platzierung des Plots D5 in der *ISOMAP*-Graphik.

### 5.8. Die Heterogenität der Sekundärwälder

Die Ähnlichkeit der  $\beta$ -Diversität der einzelnen Parzellen war in jedem der sieben untersuchten Sekundärwälder sehr gering. Diese Heterogenität der Artenspektren selbst ist von der  $\alpha$ -Diversität der Subparzellen abhängig. Wenn die Zahl der Arten in den Referenzparzellen niedrig ist, verringert sich auch die Wahrscheinlichkeit, dass dieselben Arten bzw. Artenkombinationen in den übrigen Parzellen auftreten. Damit verkleinert sich auch der Ähnlichkeitsindex des gesamten Plots. Ein Extremfall wurde in dem Plot C3 registriert, wo es Parzellen gibt, die von einer einzigen Art (*Pteridium arachnoideum*) besiedelt oder zumindest dominiert sind.

Diese Interpretation trifft aber nicht auf die Artenmuster der Parzellen von Plot C1 zu, wo die Ähnlichkeit der  $\beta$ -Diversitäten mit der Zunahme der  $\alpha$ -Diversität abnimmt. Diese Tendenz deutet wiederum darauf hin, dass das Habitat selbst sehr heterogen ist, was wahrscheinlich auch auf die lokale Intensität und Häufigkeit der Störung (verschiedene landwirtschaftliche Nutzung) zutrifft. Mit stark wechselnden Gegebenheiten innerhalb eines Habitats wechseln auch die ökologischen Nischen und damit wiederum die (dominanten) Arten mit ihren unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen. Die dominantesten Arten *Chusquea spec.1*, *Pteridium arachnoideum* und *Rubus floribundus* sind sehr aggressiv in ihrem Ausbreitungsverhalten, sodass sie in vielen, in einigen Fällen sogar in allen Parzellen eines Plots gefunden werden (C1, C2). Sie bilden oft undurchdringliche Dickichte und verhindern oder verzögern so das Aufkommen neuer Arten. Damit stellen diese Arten die minimale Diversität der Parzellen dar, deren potenzielle  $\alpha$ -Diversität noch weit von einer Sättigung entfernt ist. Die nicht absehbare Sättigung der Arten-Arealkurve entspricht der Charakteristik von Sekundärwäldern.

Die Ähnlichkeit von Parzellen eines Plots verringerte sich mit deren zunehmender Entfernung. Der hohe Artenwechsel (bei gleicher  $\alpha$ -Diversität) zwischen benachbarten Parzellen führt zwangsläufig dazu, dass weiter entfernt liegende Parzellen eine geringere Ähnlichkeit in ihrer  $\beta$ -Diversität aufweisen.

Ein verhältnismäßig hoher Ähnlichkeitsindex benachbarter Parzellen deutet darauf hin, dass die Populationen mehr aggregiert als zerstreut sind. Die Heterogenität des Habitats und der Störung, die bei größeren Flächen besonders zum Tragen kommt, sowie das enorme Reproduktionspotenzial einiger Arten, können zu einer Massierung der Populationen beitragen (Condit et al. 2002). Bislang liegt keine Studie über die Topographie der  $\beta$ -Diversität in sekundären Bergregenwäldern vor, ganz zu schweigen

von einer Untersuchung, die auch noch die Diversität der pflanzlichen Lebensformen mit einbezieht, wie es in dieser Arbeit geschieht. Und obwohl diese Phänomene schon lange in der biogeografischen Literatur bekannt sind, beschränken sich die bisherigen Studien auf die Verringerung der Ähnlichkeit der  $\beta$ -Diversität der Lebensform Baum mit der Entfernung in tropischen Tieflandwäldern (Condit et al. 2002, Valencia et al. 2004), in den borealen Wäldern (Nekola and White 1999) und in Europa auf Grassländer und Pteridophytenvegetationen (Kluth and Bruelheide 2004).

In der Darstellung der  $\beta$ -Diversität des Parzellenrasters eines Plots kann man unterschiedlich große Areale ausmachen, die einen relativ hohen Grad an Ähnlichkeit aufweisen. Möglicherweise liegt dies an der Art und Intensität der Störung und der Reaktion der jeweiligen Vegetation. Daraus kann eine Zerstückelung der ursprünglichen Vegetation resultieren und das Einmünden in verschiedene Regenerationsabläufe. Dies scheint in den Plots C2 und C3 der Fall zu sein, wo die Heterogenität der  $\beta$ -Diversität besonders groß ist, obwohl sich die Wäldchen in fortgeschrittenen Sukzessionsstadien befinden. Die Neigung der Hänge und die starken und durchgängigen Erdrutsche an den Flanken dieser zwei Plots bewirken, dass sich eine ständige Erneuerung durch den Eintritt neuer Arten in die gelichteten Bereiche vollzieht. Hinzu kommt, dass der Input von Diasporen der verschiedenen Arten aus dem umgebenden Primärwald durch die Samenverbreiter (vor allem Vögel und Fledermäuse) besonders groß ist.

Im Fall der Plots D5, F1, F2 kann man nicht beweisen, dass das Ausbleiben von weiteren Störungen die Heterogenität der  $\beta$ -Diversität in stärkerem Maße verringert, da man den Ausgangszustand nicht kennt. Im Gegensatz zu den älteren Sekundärwäldern (C3, C4) würde bei ähnlichen Habitaten die Diversität in denjenigen Plots, die noch in einem frühen Sukzessionstadium sind (D5, C1) nur von einer kleineren Zahl häufiger und

dominanter Arten bestimmt sein, was wiederum eine größere Homogenität der Ähnlichkeit der Parzellen eines Plots zur Folge hätte.

In F1 und F2 beobachtet man größere Bereiche mit erhöhter Ähnlichkeit trotz ihrer hohen  $\alpha$ -Diversität, insbesondere im Zentrum der kleinen Schlucht wo die beiden Plots aneinander grenzen. Hier dominieren Baumfarne und Sträucher in einer relativ kleinen Artenzahl, während die übrigen artenreicheren Parzellen auf gleichmäßig geneigten Gelände liegen, das ein ausgeglicheneres Mikro- und Lichtklima erwarten läßt.

Schließlich wurden im Plot C4 besonders unähnliche Parzellen registriert. Dieser Plot weist große Lichtungen auf, die einerseits „Gapdynamik“ reflektieren, andererseits durch kleinere Erdrutsche als Folge des teilweise sehr steilen Geländes entstanden sind. Gap-Dynamik und Bergrutsche gehören zu den wichtigsten Faktoren für die Erneuerung und Erhaltung der Diversität in den tropischen Bergwäldern (Stern 1995).

## 5.9. Struktur

Der Sukzessionsverlauf kann in einzelnen Fällen besser durch die Vegetationsstruktur beschrieben werden, als durch den Zeitpunkt der Störung oder den Beginn der Regeneration (Arroyo-Mora et al. 2005). Unter Struktur wird in dieser Arbeit nicht sosehr das Profil, als vielmehr der Deckungsgrad der Vegetation in den einzelnen Strata verstanden. Allerdings eignet sich ein solcher struktureller Ansatz weniger für die Ermittlung kurzfristiger Änderungen in der Vegetationsdynamik, d.h. schneller Veränderungen in der  $\alpha$ - und  $\beta$ -Diversität.

Entsprechend dem Vegetationstyp „Wald“ erwiesen sich die Bäume als die dominante Lebensform, deren Diversität und Anteil am Deckungsgrad der Vegetation mit dem

Alter des Sekundärwaldes bekanntlich deutlich zunimmt (Saldarriaga et al. 1986, Guariguata and Ostertag 2001, Peña-Claros 2003, Capers et al. 2005). Deckungsgrad des Baumstratums und Höhe der Bäume gehen in der Entwicklung der Sekundärwälder meist Hand in Hand, wie es auch die ältesten der untersuchten Sekundärwälder in den Plots C3 und C4 zeigen. Eine größere  $\alpha$ -Diversität der Baumschicht bedeutet andererseits aber nicht unbedingt auch einen höheren Deckungsgrad. Dies zeigen die Plots F2 und F1 mit der höchsten Diversität und Häufigkeit der Bäume, aber einem im Vergleich zu den Plots C3 und C4 erheblich geringeren Deckungsgrad der Baumschicht. Die Erklärung dafür ist die große Zahl an jungen Bäumen, entsprechend dem noch frühen Sukzessionsstadium des Sekundärwaldes. Wie im Kapitel 5.3.1. ausgeführt, unterscheiden sich jüngere und fortgeschrittenere Sukzessionsstadien aber nicht nur hinsichtlich der Strukturen, sondern auch und vor allem in den Artenspektren

Der Deckungsgrad der übrigen pflanzlichen Lebensformen nimmt im Laufe der Sukzession ab, wie es auch von Finegan (1996) beschrieben wurde. Trotz abnehmendem Deckungsgrad kann die Krautschicht ihre Artenhäufigkeit mit dem Sukzessionsablauf vergrößern. Eine dicht geschlossene Strauchschicht reduziert nicht nur den Lichteinfall in die bodennahe Krautschicht, sondern auch den Lebensraum der krautigen Pflanzen. Im Gegensatz dazu kann sich unter einem geschlossenen Kronendach keine derartig lückenlose Strauchschicht ausbilden, so dass (schattentolerante) Kräuter hier einen Lebensraum finden und die  $\alpha$ -Diversität der Krautschicht zunimmt.

Folglich kann man das Alter eines Sekundärwaldes mit seinem Effekt auf die Entwicklung der einzelnen pflanzlichen Lebensformen in Verbindung bringen. So hat die mit dem Alter fortschreitende Zunahme der Baumschicht, nicht nur negative sondern auch positive Wirkungen auf die Entwicklung der Arten im mittleren und unteren Stratum.

## 6. Zusammenfassung

### 6.1. Zusammenfassung

Die andinen Bergregenwälder Ecuadors gehören zu den weltweit herausragenden Hotspots der (Pflanzen)Biodiversität. Sie sind jedoch in hohem Maße durch Landnahme der Bevölkerung bedroht. Ecuador hat derzeit die höchste Entwaldungsrate in ganz Südamerika. Die landwirtschaftliche Nutzung der dem Bergwald abgerungenen Flächen ist oft nur von kurzer Dauer, da ungeeignete Wirtschaftsmethoden, z.B. die häufige Verwendung von Feuer, keine Nachhaltigkeit aufkommen lassen. Im günstigsten Falle regeneriert sich auf den verlassenen Flächen ein Sekundärwald, oft jedoch nur eine von Adlerfarn und Sträuchern dominierte Pseudoklimax-Vegetation.

Sekundäre Bergregenwälder der inneren Tropen sind bisher phytosoziologisch kaum untersucht worden. Sie sind enorm artenreich, kaum in Strata gegliedert und wegen der Dichte der Vegetation und des unwegsamen Geländes fast undurchdringlich. Dessen ungeachtet stellen sie wichtige Sukzessionsstadien auf dem Weg der potenziellen Waldregeneration dar.

Die vorliegende Studie befasst sich mit der Frage, anhand welcher floristischer oder struktureller Merkmale des Sekundärwaldes eine Progression der Regeneration festzustellen ist und ob die Art der (Zer)Störung des ursprünglichen Waldes am Verlauf der Regeneration erkannt werden kann. Die Beschreibung der Sukzession sollte anhand unechter Zeitreihen erfolgen und der Einfluss des Impacts sollte durch Ähnlichkeitsanalysen gezeigt werden. Die Aufgabe erwies sich als enorm schwierig,

nicht nur aus logistischen Gründen, sondern vor allem wegen der Komplexität der Sekundärwälder und ihrer nicht immer ungestörten Entwicklung, ihres Artenreichtums und ihrer Heterogenität, die die Anwendung der Verfahren der klassischen Vegetationsanalyse ausschließen.

In der Reserva Biológica San Francisco, im oberen Tal des gleichnamigen Flusses in der extrem humiden Ostkordillere Südecuadors wurden 7 Sekundärwäldchen mit einer Grundfläche zwischen 1450 und 2000 m<sup>2</sup> ausgewählt, alle in ca. 2000 m Höhe gelegen, die nach Luftbildern und Aussagen der Bevölkerung zwischen 10 und (50 +x) Jahre alt sind und aus unterschiedlichen (Zer)Störungen des ursprünglichen Bergregenwalds hervorgingen. Das jüngste dieser Wäldchen (Plot D5, ca. 10 Jahre alt) steht auf Murengelände, resultiert also – als einziges – aus einer „natürlichen“ Störung, während die anderen 6 auf anthropogene Störungen, wie Waldbrand (die Plots F1 und F2, ca. 15 Jahre Regenerationszeit) und Abholzung (die Plots C1 bis C4, zwischen 30 und 50 +x Jahre alt) zurückgehen.

Zur Erstellung von „Relevés“ wurden die Wäldchen mit abgespannten Seilen in 5 x 5m Parzellen unterteilt (zwischen 60 und 91 Parzellen pro Wäldchen), deren Gefäßpflanzen-Vegetation dann nach Braun-Blanquet und Müller-Dombois quantitativ erhoben wurde. Die Arten wurden 4 verschiedenen pflanzlichen Lebensformen zugeschrieben, die im Idealfall Strata repräsentieren können: Bäume, Sträucher, krautige Pflanzen und Lianen. Insgesamt wurden 457 Parzellen analysiert. Der Waldaufbau wurde anhand 25m langer und 10m breiter Transekte maßstabsgetreu in Profilen festgehalten.

In den 7 Wäldchen wurden insgesamt 779 Gefäßpflanzenarten registriert, von denen allerdings nur ein Fünftel sicher bis zur Art identifiziert werden konnte. 50% konnten sicher bis zur Gattung, und 92% bis zur Familie bestimmt werden. Acht Prozent blieben



unbestimmbar; vermutlich sind noch unbeschriebene Arten darunter. Nach der Lebensform weisen die Bäume mit einem Anteil von 30% die größte Diversität der Arten auf. Danach folgen die krautigen Pflanzen (28%), Sträucher (26%) und Lianen (14%).

Die artenreichsten Familien der untersuchten Sekundärwäldchen sind die Asteraceen, Melastomataceen, Piperaceen, Araceen und Lauraceen. Die artenreichsten Gattungen sind *Anthurium* (Araceae), *Mikania* (Asteraceae), *Piper* und *Peperomia* (Piperaceae), und *Miconia* (Melastomataceae). Eine besondere Bedeutung für die Indikation der Sekundärwälder haben der Bambus (*Chusquea spec.1*), der Adlerfarn (*Pteridium arachnoideum*) und die Sträucher *Baccharis latifolia* und *Ageratina dendroides* (Asteraceae) als Brandzeiger, sowie unter den Bäumen die Pioniere *Viburnum obtectum* (Caprifoliaceae), *Piptocoma discolor* (Asteraceae), *Myrica pubescens* (Myricaceae) und *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae).

Die Vegetation der Plots wird zahlenmäßig bestimmt von Arten mit einem geringen Deckungsgrad und einer geringen Häufigkeit. Entsprechend ist die Zahl der häufigen und dominanten Arten klein. Der Fortschritt der Sukzession lässt sich deshalb auch nicht an bestimmten Arten festmachen. Eher möglich ist dies im Hinblick auf den ursprünglichen Störungsfaktor, wo sich Feuer, mechanische Rodung und Bergrutsche an Indikatorarten erkennen lassen.

Die größte Herausforderung bei der Auswertung der Daten stellte die Heterogenität der Vegetation (niedrige Sørensen-Indices) in den einzelnen Wäldchen („Plots“) im Zusammenhang mit der hohen  $\alpha$ -Diversität der Gefäßpflanzen dar. Aus den unterschiedlichen Verteilungsmustern der Arten auf die 5 x 5m Parzellen der einzelnen Plots ergab sich ein hochdimensionaler Datensatz, der zur Interpretation und

Visualisierung wesentlicher Elemente eine geeignete Methode der Dimensionsreduktion erforderte. Dazu wurden in dieser Arbeit die Jaccard Indices der Parzellen mit der nicht linearen „Isometric Feature Mapping“-Methode (ISOMAP) bearbeitet, mit deren Hilfe man ökologische Erkenntnisse aus der  $\alpha$ - und der  $\beta$ -Diversität der Parzellen und der gesamten Plots ableiten kann. Dabei ergaben sich 2 hauptsächliche Ordinationslinien: Die Regenerationszeit der Wäldchen und die Nährstoffverfügbarkeit des Bodens: Niedriges Nährstoffangebot auf Murenboden, hohes auf Brandflächen. Die Reihung der Wäldchen entlang der Ordinationsachse der Regenerationszeit deckt sich mit dem Ergebnis der Luftbildauswertung. Allerdings wurde kein Zusammenhang zwischen der Artenzahl der Wäldchen und ihrem Regenerationsalter festgestellt.

Für die Ähnlichkeitsanalyse auf Parzellen- und Plotebene wurde der Sørensen-Index verwendet. Dabei wurde zum einen die Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung („ $\beta$ -Diversität“) aller Parzellen eines Plots mit einer ausgewählten Referenzparzelle bestimmt, zum anderen die „ $\beta$ -Diversität“ der Nachbarparzellen berechnet. Diese Art der Datenanalyse zeigte die große Heterogenität der Sekundärwaldvegetation, wie sie sich bereits in den Arten-Areal-Kurven andeutete, wo innerhalb der Grenzen dieser Wäldchen keine Sättigungswerte („Minimum-Areale“) erkennbar sind. Der jüngste Plot in der unechten Zeitreihe der mechanisch gerodeten Flächen hat mit einem Median von 0,4 noch die größte Ähnlichkeit der Einzelparzellen. Allerdings war dies auch der Plot mit einer negativen Korrelation zwischen der Artenzahl („ $\alpha$ -Diversität“) der Parzellen und dem Sørensen-Index, während sonst dieser Ähnlichkeits-Index mit der Artenzahl der Parzellen erwartungsgemäß zunahm. Weiterhin wurde geprüft, ob es eine (negative) Ähnlichkeits-Korrelation der „ $\beta$ -Diversität“ der Parzellen mit zunehmender Entfernung der Parzellen gibt. Abnehmende Ähnlichkeit mit zunehmender Entfernung wurde aber nur in 2 Plots registriert

Mit der ISOMAP-Methode wurde eine Möglichkeit gefunden, heterogene, aus Störungen resultierende Vegetationseinheiten einer phytosoziologischen Analyse zu unterziehen und sie in ökologischem Kontext zu interpretieren.

Offen bleibt in der vorliegenden Untersuchung, wie sich die Sekundärwälder von den Primärwäldern der Region unterscheiden. Hierfür wäre eine entsprechende Analyse dieser Primärwälder nötig, die infolge einer enormen Bergrutschaktivität selbst viele Merkmale von Sekundärwäldern aufweisen dürften.

## 6.2. Resumen

Estudios Fitosociológicos de los bosques secundarios son complicados por su complejidad y extrema alta dimensionalidad de los datos derivados de los inventarios de vegetación. Donde, la dimensionalidad es igual al número total de especies registradas. De este modo, la visualización de los patrones ecológicos subyacentes en los datos de vegetación es posible a través de potentes métodos de reducción de la dimensionalidad, como en el caso del Isometric Feature Mapping (*ISOMAP*). A través, del cual en el presente trabajo fue posible una interpretación de las características ecológicas de la vegetación en términos de la  $\alpha$  y  $\beta$  diversidad. Adicionalmente, se realizaron investigaciones comparativas sobre la composición florística del bosque, estructura y heterogeneidad de la vegetación en 7 remanentes de bosques secundarios montanos afectados por diferentes tipos de impacto.

El área investigada se ubica a los 2000 ms. n.m ( $\pm 50$ ) en la parte alta del valle San Francisco al borde del Parque Nacional Podocarpus (PNP) en el sur de Ecuador. Las 7 parcelas (C1, C2, C3, C4, D5, F6 y F7) establecidas fueron subdivididas en subparcelas rectangulares contiguas de 5 x 5 m., excepto C3, que debido al fuerte relieve el tamaño de las subparcelas fueron de 4 x 4 m. Al final, dependiendo del tamaño y la forma de cada remanente de bosque se establecieron entre 60 y 91 subparcelas, dando un total de 457 subparcelas muestreadas.

El desarrollo de estos bosques secundarios se realizó en base a las entrevistas con residents y el análisis de un archivo fotográfico de los años 1962, 1976, 1989, 2003. Cuatro de estos bosques secundarios (C1-C4) representan estadios de regeneración después de diferentes intensidades de clareo en la década de los 50 y 60 del siglo pasado.

Principalmente para agricultura y la construcción de una canal de agua para una planta hidroeléctrica vecina. Ellas se ubican al pie del bosque maduro justo sobre camino del canal. La parcela D5 se desarrolla desde hace 10 años sobre las pendientes erosionadas por un fuerte deslave en quebrada y las parcelas F1 y F2 fueron quemadas. Pastos activos y abandonados cubiertos por helechos rodean a estas tres parcelas.

Alrededor de 779 especies de plantas vasculares fueron registradas en las 7 parcelas de investigación, pero sólo el 20% fue correctamente determinado hasta especie y 8% aun no cuentan con una determinación taxonómica. El número de especies varió significativamente entre parcelas y entre subparcelas, mientras que por forma de vida únicamente en los árboles. La parcela con el mayor número total de especies fue F1 con 217. Por forma de vida C4 y F1 fueron las parcelas con la mayor diversidad de especies de árboles 73 y 72 respectivamente. En los arbustos F1 con 54 especies, en las herbáceas C3 con 60 especies y en las lianas F1 con 35 especies. El número total de especies por parcela no estuvo correlacionado con la edad de cada una de ellas, tampoco a nivel de forma de vida. Mientras que la  $\alpha$ -diversidad fue inversamente proporcional con la cobertura individual de las especies en todas las parcelas.

En la interpretación de los resultados de *ISOMAP*, la ordenación de las parcelas obedece a dos factores importantes: a) el tiempo, donde la serie formada por C1, C2, C3 y C4 representa el proceso de maduración del bosque y b) el orden de las parcelas D5, C1, F1 y F2, muestra una representación sintética de la disponibilidad de nutrientes asociada con la dinámica de suelos. Según la mediana de los valores calculados, la similitud entre subparcelas fue baja siendo 0,4 el máximo valor alcanzado en C1. Únicamente en C2, C3, C4, F1 y D5 la similitud se incrementó progresivamente con la  $\alpha$ -diversidad en las subparcelas. También, la similitud fue observada en función de la distancia (calculada

en metros) entre subparcelas. En C1 y F1, esta fue inversamente proporcional. Mientras que en el resto de parcelas la correlación fue muy baja.

La composición, de los grupos taxonómicos superiores como: familias y géneros entre parcelas no varió. Pero coinciden con los elementos florísticos descritos para los bosques montanos andinos (Ulloa 1995). En los trópicos tanto la composición florística como la estructura del bosque muestran grandes variaciones a lo largo de la cronosecuencia de la regeneración (Finegan 1996, Guariguata and Ostertag 2001, Chazdon 2003, Peña-Claros 2003, Capers et al. 2005). Sin embargo, en los bosques secundarios montanos no fue posible determinar patrones florísticos relacionados con el estado de madurez de los bosques. Ya que, en la todas las parcelas el proceso de maduración del bosque es interrumpido/alterado por frecuentes impactos que permiten constantemente la entrada de nuevas especies. La proximidad de áreas disturbadas a remanentes de bosques promueve una recuperación más rápido, el cuál depende fuertemente de la dispersión de la semilla permitiendo la entrada de nuevas especies (Chazdon 2003). Areas aisladas como en el caso de F1 y F2, han mostrado un desarrollo impresionante de la diversidad florística, en comparación de las parcelas asentadas justamente al pie del bosque maduro (C1, C2, C3 y C4). La regeneración es considerablemente más lenta después de los disturbios que afectan fuertemente los suelos y la vegetación, por ejemplo sobre pastoreo y fuegos severos, a menudo con efectos duraderos sobre la composición de especies. A pesar de la presencia de troncos carbonizados en F1 que indican el paso del fuego, no se puede determinar si toda la vegetación fue quemada. Sin embargo su diversidad es mayor, que aquellas donde hubo derrumbes (D5), o la vegetación fue totalmente eliminada (C1 y C2). En los ecosistemas tropicales es conocido que el fuego genera flujos temporales de nutrientes que inducen la fertilidad (Mahecha et al. 2006, in Review). Lo que tal vez podría explicar la alta diversidad de especies en las parcelas influenciadas por el fuego.

En cuanto a la estructura, su desarrollo está determinado por el desarrollo de especies con diferentes estrategias de crecimiento en los distintos estratos del bosque y por supuesto del tiempo transcurrido desde el último disturbio. Las parcelas F1, F2, C1 y C2 representan estadios medios de sucesión donde frecuentan y dominan especialmente en los estratos arbóreos y arbustivos por especies pioneras. D5 se caracterizó por un estadio todavía joven de regeneración dominado por arbustos, herbáceas y lianas. En C3 y C4 el estrato arbóreo está dominado por especies tolerantes a la sombra.

La frecuencia de impactos de las parcelas, el fuerte relieve y otros factores, subparcelas con una variación de su diversidad y distantes entre sí, determinan el bajo grado de la similitud entre subparcelas y por ende la alta heterogeneidad de los bosques secundarios.

### 6.3. Summary

Phytosociological studies in secondary forests are difficult to realize. They are very complex, the respective data are highly dimensional and this dimensionality equals the overall number of recorded species. In this case, the visualization of ecological facts is only possible using dimension reducing methods. In this work, analysis of phytosociological data was performed with the Isometric Feature Mapping (ISOMAP) method, which allows an interpretation of ecological characteristics derived from the “alpha” and “beta” diversity of artificially delimited units (“subplots”) of a set of 7 tropical secondary mountain rain-forests (termed “plots”). Similarity analysis of the floristic composition and examination of the structure of the plots revealed an enormous heterogeneity of the vegetation. In the light of that heterogeneity one main question was how to document the successional progress of the secondary forests and to prove whether the mode of impact which triggered the development of a selected secondary forest can be recognized by the phytosociological analysis.

The investigated area is located in the upper valley of the San Francisco river at about 2000 m asl. at the border of the Podocarpus National Park (PNP) in southern Ecuador. The area belongs to the worldwide outstanding biodiversity hotspots.

The 7 investigated secondary forest (plots C1; C2, C3, C4, D5, F1 and F2) were subdivided in regular subplots (usually 5 x 5 m). Depending on the size and shape of the plots, between 60 and 91 subplots were established and a total of 457 subplots were analyzed.

The plots were classified referring to interviews with farmers and analysis of aerial photographs taken in 1962, 1976, 1989, and 2003. Four plots (C1-C4) represent



regenerations stages after different clearing intensities during the fifties and sixties of the past century for the construction of a water pipe and a path to a nearby power plant. These plots border the primary forest. The plot D5 is a young regeneration stage of a forest on accumulated material of a landslide in a ravine and the plots F1 and F2 are forests which recover from a fire 15 years ago. Some still active, but mainly already abandoned pastures that are covered with ferns and bushes surround these three plots.

A total of 779 vascular plant species were recorded on the seven plots. 50 % of them could be identified up to the genus, only 20% up to the species and 8% could not be identified. The number of species varies significantly between plots and subplots, especially in the number of tree species. With a total of 217 species the plot F1 was the most bidiverse. The plots C4 (73 ) and F1 (72) showed the highest diversity of tree species. Diversity of shrubs (54 species) and lianas (35 species) was also highest in plot F1, whereas C3 was the plots with the highest diversity of herbs (60 species). The total number of plant species did not correlate with the assumed age of the vegetation on the plot and the same holds for the species richness of one of the 4 plant life.forms. But the “alpha” diversity was inversely proportional with the individual cover abundance of species per plot.

According to the ISOMAP results, the arrangement of plot depends on two major factors: i) The time-span of regeneration, which is reflected by the maturation of forest and is obvious from the sequential order of C1, C2, C3 and C4 along the abscissa of a two-dimensional graph, and, ii) The soil quality, i.e. the nutrient availability, which is indicative of the impact on the original forest. While D5 regenerates on a very poor subsoil of a land-slide, C1 develops on a former agriculturally used area und F1 and F2 exploit the nutrient richness of a soil after a fire. These plots follow a sequence along the y-axis of the mentioned plot.

The low values of the Soerensen indexes between subplots demonstrate the high heterogeneity of the plant cover of the plots. Plot C1 showed the highest similarity (0.4) between all its subplots, however a decreasing Soerensen index (similarity) with an increase of the species richness of the subplots. This contrasts with the situation in C2, C3, C4, F1 and D5 where similarity increased with a higher “alpha” diversity. The similarity was also analyzed as a function of distance (in meters) between the subplots. The determined correlation values were low in all forests and only for plots C1 and F1 an increasing similarity with a decreasing distance could be observed.

The composition of higher taxonomic groups indicates no variation of families and genus between plots. At the species level every plot presents a high number of species, which do not have a high cover abundance and not necessarily do occur in other plots. The number of frequent and dominant species was low. For this reason, key species could not be identified for most of the chronological sequences of regeneration. Apparently, the floristic composition of secondary mountain forest depends more on the type of impact than on the successional stage, as the numbers of species in plots and subplots vary independently of age and size of examined area. An effect of impact intensity and frequency is observed in the species richness. Plots F1 and F2, which were burnt about 15 years ago, show a higher species richness than C1 and C2, where the forest was clearcut more than 30 years ago. In addition, D5 which developed on new landslide material 10 years ago has a lower species richness than F1 and F2. Similarly, F1 shows higher species richness than C3 and C4, which represent advanced stages of secondary forest without indications of detrimental impacts.

As shown by the results of ISOMAP, these secondary forests in general constitute a very heterogeneous vegetation, which is composed of a small-scale mosaic of areas with low

similarity of the plant cover. The degree of heterogeneity increased with the distance between these areas, but on the other hand was positively correlated with the values of their "alpha-diversity". Plots F1, F2, C1 and C2 can be considered as successional mid-stage forests, dominated by a species-rich tree stratum with a high proportion of pioneer species. D5 was characterized as young secondary forest with rich shrub and herbal strata, and C3 and C4 represent advanced secondary forests with a dominance of shade tolerant species.

## 7. Literatur

- Acosta - Solis, M. 1977. Conferencias Fitogeográficas. Instituto Panamericano de Historia y Geografía, Quito, Ecuador.
- Arens, N. C. 2001. Variation in performance of the tree fern *Cyathea caracasana* (CYATHEACEAE) across a successional mosaic in an Andean Cloud Forest. *American Journal of Botany* 88:545-551.
- Arroyo-Mora, J. P., G. A. Sanchez-Azofeifa, B. Rivard, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, and H. Janzen. 2005. Secondary forest detection in a Neotropical dry forest using Landsat 7 ETM+imagery. *BIOTROPICA* 37:498–507.
- Balslev, H., and B. Ollgaard. 2002. Mapa de vegetación del sur de Ecuador. Pages 51-64 in J. E. M. Z. Aguirre M., E. Cotton & H. Balslev, editor. *Botánica Austroecuatoriana - Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchipe*. Abya-Yala, Quito.
- Beck, E., and E. Müller-Hohenstein. 2001. Analysis of disturbed and undisturbed tropical mountain forest ecosystems in Southern Ecuador. *Die Erde* 132:1-8.
- Bendix, J., P. Fabian, and R. Rollenbeck. 2004a. Gradients of fog and rain in a tropical montane cloud forest of southern Ecuador and its chemical composition. In: *Proceedings of the 3rd International Conference on Fog, Fog Collection and Dew, 11–15 October 2004, Cape Town, South Africa*, pp H7-1–H7-4.
- Bendix, J., J. Homeier, E. Cueva Ortiz, P. Emck, S. W. Breckle, M. Richter, and E. Beck. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *Int J Biometeorol* 50:370–384.
- Bendix, J., R. Rollenbeck, and W. E. Palacios. 2004b. Cloud detection in the Tropics—a suitable tool for climate-ecological studies in the high mountains of Ecuador. *Int J Remote Sensing* 25:4521–4540.
- Borchsenius, F. 1997. Patterns of plants species endemism in Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 6:379-399.
- Brown, S., and A. E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1-32.
- Brummit, N. L., N.E. 2003. Biodiversity: where's hot and where's not. *Conservation Biology* 17:1442-1448.
- Bussmann, R. 2002. Estudio fitosociológico de la vegetación en la Reserva Biológica San Francisco (ECSF) Zamora-Chinchipe. Universidad Nacional de Loja, Loja-Ecuador.
- Bussmann, R. 2005. Bosques andinos del sur de Ecuador, clasificación, regeneración y uso. *Rev. peru. biol.* 12:203 - 216.

- Bustamente, M. R., S. R. Ron, and L. A. Coloma. 2005. Cambios en la Diversidad en Siete Comunidades de Anuros en los Andes de Ecuador. *BIOTROPICA* 37(2):180-189.
- Capers, R. S., R. L. Chazdon, A. Redondo, and B. Vilchez. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology* 93:1071-1084.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71.
- Clapperton, C. M., and R. Vera. 1986. The quaternary glacial sequence in Ecuador. A reinterpretation of the work of W. Sauer. *Journal of Quaternary Science* 1:45-56.
- Condit, R., N. Pitman, E. G. J. J. Egbert G. Leigh, J. Chave, J. Terborgh, R. B. Foster, P. Núñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H. C. Muller-Landau, E. Losos, and S. P. Hubbell. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295:666-669.
- Doumenge, C., D. Gilmour, M. Ruiz-Perez, and J. Blockhus. 1995. Tropical montane cloud forests: conservation status and management issues. Pages 24-37 in J. J. In Hamilton LS, Scatena FN (eds), editor. *Tropical montane cloud forests, Ecological Studies*. Springer, New York.
- Ewel, J., C. Berish, N. Brown, N. Price, and J. Raich. 1981. Slash and Burn Impacts on a Costa Rican Wet Forest Site. *Ecology* 62:816-829.
- FAO. 2005. State of the World's 2005. FAO, Rome-Italy.
- FAO-INEFAN. 1995. Estrategia del PAFE para el desarrollo sustentable de la industria forestal. Diagnóstico del sector forestal en el Ecuador. Documento de trabajo., Quito, Ecuador.
- Fearnside, P. M., and W. M. Guimaraes. 1996. Carbon uptake by secondary forest in Brazilian Amazonia. *For. Ecol. Mgmt.* 80:35-46.
- Feininger, T. 1987. Allochthonous Terrenes in the Andes of Ecuador and Northwestern Peru. *Canadian Journal of Earth Sciences* 24:266-278.
- Fiedler, K. 2001. The German research program: Functionality of a south Ecuadorian cloud-forest ecosystem – a brief conceptual overview. In *Conservación de la biodiversidad en los Andes y la Amazonia*. Cusco, München: Inka.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Tree* 11:119-124.
- Galeano, G., S. Suárez, and H. Balslev. 1998. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific coast of Colombia. *Biodiversity and Conservation* 7:1563-1575.
- Gentry, A. H., and D. Dodson. 1987. Contribution of Nontrees to Species Richness of a Tropical Rain Forest. *BIOTROPICA* Vol. 19:pp. 149-156.
- Giraldo-Cañas, D. 2001. Análisis Florístico y Fitogeográfico de un bosque secundario pluvial andino, Cordillera Central (ANTIOQUIA, COLOMBIA). *Darwiniana* 39(3-4):187-199.

- Gómez-Pompa, A., and A. Kaus. 1999. From pre-hispanic to future conservation alternatives: lessons from Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:5982–5986.
- Guariguata, M. R. 1990. Landslide Disturbance and Forest Regeneration in the Upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology* 78:814–832.
- Guariguata, M. R., and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185–206.
- Hall, M. 1977. *El volcanismo en el Ecuador*. Abya Yala, Quito.
- Hamilton, L. S., J. O. Juvik, and F. N. Scatena. 1995. The Puerto Rico cloud forest symposium: introduction and workshop synthesis. *Tropical montane cloud forests. ecological studies* Vol. 110 (ed. by L.S. Hamilton, J.O. Juvik and F.N. Scatena):1–19. Springer, New York.
- Hartig, K. 2000. *Planzensoziologische Untersuchungen von anthropogen gestörten Flächen im tropischen Bergwald Südecuadors*. Bayreuth, Bayreuth.
- Hartig, K., and E. Beck. 2003. The Bracken Fern (*Pteridium Arachnoideum* (Kaulf.) Maxon) dilemma in the Andes of Southern Ecuador. *ECOTROPICA* 9:3–13.
- Henderson, A., S. Churchill, and J. L. Luteyn. 1991. Neotropical plant diversity. *Nature* 351:.
- Ibisch, P. 1996. Neotropische Epiphytendiversität - das Beispiel Bolivien., Wiehl.
- INEFAN. 1995. "Principales Estadísticas Forestales del Ecuador 1995". Dirección General de Planificación (preparado por Marco Almeida G.). Quito.
- ITTO. 2006. Status of Tropical Forest Management 2005. <http://www.itto.or.jp/live/PageDisplayHandler?pageId=272&sid=304>. in.
- Jørgensen, P. M., and S. León-Yáñez. 1999. *Catalogue of the vascular plants of Ecuador*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Jørgensen, P. M., and C. Ulloa. 1994. Seed plants of the high Andes of Ecuador - a checklist. *AAU Reports* 34:1–443.
- Kappelle, M. 1996. *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo*.
- Kessler, M. 1999. Plant species richness and endemism during natural landslide succession in a perhumid montane forest in the Bolivian Andes. *ECOTROPICA* 5:123–136.
- Kluth, C., and H. Brühlheide. 2004. Using standardized sampling designs from population ecology to assess biodiversity patterns of therophyte vegetation across scales. *Journal of Biogeography* 31:363–377.
- Leischner, B., and R. W. Bussmann. 2003. Mercado y uso de madera en el Sur de Ecuador. *Lyonia* 5:51–60.
- Litherland, M., J. A. Aspen, and R. A. Jemielita. 1994. The metamorphic belts of Ecuador. *Overseas Memoir of the British Geological Survey* 11.

- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology letters* 3:73-76.
- Lozano, P., and R. Bussmann. 2005. Importancia de los deslizamientos en el Parque Nacional Podocarpus, Loja, Ecuador. *Rev. peru biol.* 12:195- 202.
- Mackey, R. L., and D. J. Currie. 2000. A re-examination of the expected effects of disturbance on diversity. *OIKOS* 88:483-493.
- Madsen, J. E., and B. Ollgaard. 1993. Floristic Composition, structure, and dynamics of an upper montane rain forest in Southern Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 14:403-123. Copenhagen.
- MAE. 2000. Informe de Progreso para Lograr el Objetivo del Año 2000 de la OIMT. Submitted to ITTO, January 2000. Ministerio del Ambiente. No publicado, Quito, Ecuador.
- Mahecha, M. 2006. Linear and Nonlinear Dimensionality Reduction in Ecological Data Sets. Bayreuth, Bayreuth.
- Mahecha, M. D., A. Martínez, G. Lischied, and E. Beck. 2006, in Review. Nonlinear dimensionality reduction as a new ordination approach for visualizing biodiversity patterns in tropical montane forest vegetation data.
- Martin, P. H., R. E. Sherman, and T. J. Fahey. 2004. Forty Years of Tropical Forest Recovery from Agriculture: Structure and Floristics of Secondary and Old-growth Riparian Forest in the Dominican Republic. *BIOTROPICA* 36:297-317.
- Mittermaier, R., N. Myers, and C. G. Mittermaier. 1999. Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecosystems, Mexico City.
- Moran, E., A. Packer, E. Brondizio, and J. Tucker. 1996. Restoration of vegetation cover in the eastern Amazon. *Ecological Economics* 18: 41-54.
- Moran, E. F., E. S. Brondizio, and E. Mausel. 1994. Secondary succession. Pages 458-476 in *National Geographic Research and Exploration*.
- Mueller-Dombois, D., and H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York. 547pp.
- Myers, N. 1979. *The Sinking Ark*. Pergamon Press, Oxford.
- Myers, N., R. A. Mittermaier, C. G. Mittermaier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Nekola, J. C., and P. S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26:867-878.
- Nöske, N., S. R. Gradstein, and H. J. M. Sipman. 2002. Effekte anthropogener Störungen auf die Diversität kryptogamischer Epiphyten (Flechten, Moose) in Bergwäldern Süd-Ecuadors. in: *Tagungsband der 15. Jahrestagung der Gesellschaft für Tropenökologie*. 157.

- Ohl, C. 2000. Vegetation on Natural Landslides in the Tropical Montane Forest of Southern Ecuador with special Consideration of the Altitudinal Gradient. Universität des Saarlandes, Saarbrücken,.
- Ohl, C., and R. Bussmann. 2004. Recolonisation of natural landslides in tropical mountain forests of Southern Ecuador. *Feddes Repertorium* 115:248-249.
- Paulsch, A. 2001. Development and Application of a Classification System for undisturbed and disturbed Tropical Montane Forests based on Vegetation Structure. Bayreuth, Bayreuth.
- Paulsch, A., and C. I. Czimczik. 2001. Clasification of tropical montane shrub vegetation a structural approach. *Die Erde* 132:27-41.
- Peña-Claros, M. 2003. Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Successión in the Bolivian Amazon. *BIOTROPICA* 35(4):450-461.
- Pickett, S. T. A., and P. S. White. 1985. Patch dynamics: A Synthesis. Pages 372-384 in P. S. a. P. White, S.T.A., editor. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Richter, M. 2003. Using epiphytes and soil temperatures for ecoclimatic interpretations in Southern Ecuador. *Erdkunde* 57:161-181.
- Ridgely, R. S., and P. J. Greenfield. 2001. *The Birds of Ecuador. Field Guide*. University Press, Ithaca, New York.
- Rollenbeck, R., J. Bendix, P. Fabian, J. Boy, H. Dalitz, P. Emck, M. Oesker, and W. Wilcke. 2005. Intercomparison of different techniques for the measurement of precipitation in tropical high mountains as performed in a joint ecological research effort. *J. of Atmos. And Ocean techn.* (subm).
- Saldarriaga, J. G., D. C. West, and M. L. Tharp. 1986. Forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. University of Tennessee, Knoxville.
- Saldarriaga, J. G., D. C. West, M. L. Tharp, and C. Uhl. 1988. Long-Term chronosequence of forest succession in the upper rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76:938-958.
- Santander, T., and I. Muñoz. 2004. Censo neotropical de aves acuáticas de Ecuador. Corporación Ornitológica del Ecuador (CECIA). Quito-Ecuador.
- Schrumpf, M., G. Guggenberger, C. Valarezo, and W. Zech. 2001. Tropical montane rain forest soils. Development and nutrient status along an altitudinal gradient in the South Ecuadorian Andes. *Die Erde* 132:43-59.
- Sierra, R. 1996. La deforestación en el Noroccidente del Ecuador: 1983-1993. *Ecociencia*, Quito.
- Sierra, R., C. Cerón, W. Palacios, and R. Valencia. 1999. Propuesta preliminar para un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia, Quito-Ecuador.



- Smith, J., C. Sabogal, W. De Jong, and D. Kaimowitz. 1997. Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. 13, CENTER FOR INTERNATIONAL FORESTRY RESEARCH, B.
- Stern, M. J. 1995. Vegetation recovery on earthquake triggered landslide sites in the Ecuadorian Andes. Pages 207-220 in S. P. Churchill, Balslev, H., Forero, E., & J. L. Luteyn, editor. *Biodiversity and Conservation of Neotropical montane forest*, Bronx, New York.
- Tenenbaum, Y. B., V. de Silva, and J. C. Langford. 2000. A global geometric framework for nonlinear dimensionality reduction. *Science* 290:2319-2323.
- Tryon, R. M., and A. F. Tryon. 1982. *Ferns and Allied Plants, with Special Reference to Tropical America*, New York. E.E.U.U.
- Ulloa, C., and P. Jorgensen. 1995. *Arboles y Arbustos de los Andes del Ecuador, Segunda Edición* edition. Edi. ABYA-YALA, Quito, Ecuador.
- Valencia, R., R. B. Foster, G. Villa, R. Condit, J. C. Sevenning, C. Hernández, K. Romoleroux, E. Losos, E. Magard, and H. Balslev. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92:214-229.
- Valencia, R., N. Pitman, S. León-Yáñez, and P. M. J. (eds.). 2000. *Libro rojo de las Plantas Endémicas del Ecuador 2000*. Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Walter, H., and S. W. Breckle. 1999. *Vegetation und Klimazonen*, Stuttgart.
- Werner, F. 2002. Ecology of vascular epiphytes in a montane forest and on remnant trees of adjacent pastures in southern Ecuador. *Diplomarbeit*. Universität Bonn.
- White, P., and A. Jentsch. 2001. The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. *Progress in Botany* 62:399-449.
- Whitmore, T. C., and D. Burslem. 1998. Major disturbances in tropical rainforests. *Dynamics of Tropical Communities* (eds. DM Newbery, HHT Prins & ND Brown), pp. 549-565. Blackwell Science, Oxford.
- Wilcke, W., H. Valladarez, R. Stoyan, S. Yasin, C. Valarezo, and W. Zech. 2003. Soil properties on a chronosequence of landslides in montane rain forest, Ecuador. *Catena* 53:79-95.
- Wilcke, W., S. Yasin, C. Abramowski, C. Valarezo, and W. Zech. 2002. Nutrient storage and turnover in organic layers under tropical montane rain forest in Ecuador. *European Journal of Soil Science* 53:15-27.
- Wilsey, B. J., L. M. Martin, and H. Wayne Polley. 2005. Predicting Plant Extinction Based on Species-Area Curves in Prairie Fragments with High Beta Richness. *Conservation Biology* 19:1835-1841.
- Wonder, F. 1996. Deforestation and the uses of wood in the Ecuadorian Andes. *Mountain research and Development* 16:367-382.

Zech, W., and G. Hintermaier-Erhard. 2002. Böden der Welt: ein Bildatlas. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin.

## Danksagung

Meinen Dank aussprechen möchte ich insbesondere an Herrn PROF. ERWIN BECK für seine Vertrauen in mich, dieses Forschungsprojekt in die Wirklichkeit umzusetzen. Seine Arbeitsphilosophie und seine Kenntnisse bestärkten mich in meinem Selbstvertrauen, das mir erlaubte, die Zielsetzungen dieser Arbeit zu erfüllen.

Dieses Projekt konnte durch die finanzielle Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Br 379/16-1, 16-2, 18-1) realisiert werden. Ich danke außerdem dem Internationalen Club für die Universität Bayreuth e.V. für seine finanzielle Hilfe an einem entscheidenden Punkt dieses Projekts.

Gleichzeitig möchte ich mich bei MIGUEL MAHECHA für seine Kreativität, seine Ausdauer und sein Interesse bedanken, mit denen er einem vegetationskundlichen Datensatz seine ökologisch relevanten Informationen entlockte. Dies motivierte ihn sogar, eine neue Methode zur statistischen Interpretation meiner Daten zu entwickeln und anzuwenden, für die ich ihn beglückwünsche.

GERALD JURASINSKI möchte ich besonders für die Hilfe bei der graphischen Darstellung der Plots in ArcView danken sowie für seine wertvollen Anmerkungen zur Interpretation der Vegetationsmuster. Weiterhin danke ich HEIKO GROSCH für seine spontane Mitarbeit bei der Betreuung und Interpretation der statistischen Auswertung. DR. ALEXANDRA WEIGELT war diejenige, die uns bei den ersten Schritten der Datenanalyse begleitete und DR. OSCAR VALDES war von großer Hilfe bei der Verbesserung des Textes.

Ich bedanke mich außerdem bei XAVIER CLAVIJO, der mich bei mehreren Gelegenheiten ins Gelände begleitete und mir bei der Datenaufnahme, beim Botanisieren und bei der taxonomischen Einordnung der Proben half.

Einen herzlichen Dank möchte ich Frau MARÍA FEIJOO und ihrer Familie aussprechen, die für den Unterhalt des ECSF verantwortlich sind. Sie widmeten mir all ihre Aufmerksamkeit und Zuneigung während meines zweijährigen Aufenthalts in dieser Einrichtung.

Ich möchte diese Gelegenheit außerdem nutzen, mich bei KRISTIN ROOS, DANIEL VARON, FELIX MATT, FELIPE SERRANO und FABIAN RODAS zu bedanken, deren Freundschaft und Solidarität mir eine Stütze in den anstrengendsten Momenten meiner Arbeit waren. HANS MARNER und seiner Familie schulde ich Dank für die Gelegenheit, zum ersten Mal nach Deutschland zu kommen. Und natürlich danke ich meiner Schwester CARMEN und ihrem Ehemann CHRISTOPH, die immer für mich da waren und mit denen ich das Glück hatte, alle Erfahrungen zu teilen, die ich während dieses Projekts durchlebte.

Schließlich möchte ich diese Arbeit meinen Söhnen JORGE und PABLO widmen, denen ich die gleiche Möglichkeit wünsche, die Großartigkeit des Lebens und der Natur zu entdecken, kennen zu lernen und ein Teil von ihr zu sein. Meiner Frau SONJA danke ich für ihre Unterstützung, ihre Geduld, und alles, was sie für mich bedeutet. Und ich danke natürlich meinen ELTERN für alles, was sie für mich getan haben.

## Anhang

### Anhang 1. Artenliste

Liste der in der Untersuchungsgebieten gefundenen Artenpflanzen von Bäume, Sträucher, Kräuter und Lianen.

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
<b>Acanthaceae</b>				
	<i>Mendoncia</i>	sp1		AM478
<b>Actinidiaceae</b>				
	<i>Saurauia</i>	<i>bullosa</i>	Wawra	AM718
<b>Alstroemeriaceae</b>				
	<i>Bomarea</i>	<i>dissitifolia</i>	Baker.	AM132
	<i>Bomarea</i>	<i>pardina</i>	Herb.	AM133
	<i>Bomarea</i>	sp1		AM134
	<i>Bomarea</i>	sp2		AM135
	<i>Bomarea</i>	sp3		AM136
	<i>Bomarea</i>	sp4		AM137
	<i>Bomarea</i>	sp5		AM138
	<i>Bomarea</i>	sp6		AM139
<b>Alzateaceae</b>				
	<i>Alzatea</i>	<i>verticilata</i>	Ruiz & Pav.	AM011
<b>Amaranthaceae</b>				
	Amaranthaceae	1		AM012
<b>Anacardiaceae</b>				
	<i>Tapirira</i>	<i>guianensis</i>	Aubl.	AM758
<b>Annonaceae</b>				
	<i>Guatteria</i>	sp1		AM290
	<i>Guatteria</i>	sp2		AM291
<b>Apiaceae</b>				
	<i>Hydrocotyle</i>	<i>humboldtii</i>	A.Rich.	AM302
<b>Aquifoliaceae</b>				
	<i>Ilex</i>	<i>cf amboroica</i>	Loes.	AM308
<b>Araceae</b>				
	<i>Anthurium</i>	<i>cf nakamurae</i>	Matuda	AM016
	<i>Anthurium</i>	<i>cf truncicola</i>	Engl.	AM017
	<i>Anthurium</i>	<i>clavatum</i>	Croat & R.A. Baker	AM018
	<i>Anthurium</i>	<i>cutucuense</i>	Madison	AM019
	<i>Anthurium</i>	<i>dombeyanum</i>	Brongn. ex Schott.	AM020
	<i>Anthurium</i>	<i>giganteum</i>	Engl.	AM021
	<i>Anthurium</i>	<i>grex-avium</i>	Madison	AM022
	<i>Anthurium</i>	<i>grubbii</i>	Croat	AM023
	<i>Anthurium</i>	sp1		AM024
	<i>Anthurium</i>	sp10		AM025

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Anthurium</i>	sp11		AM026
	<i>Anthurium</i>	sp12		AM027
	<i>Anthurium</i>	sp13		AM028
	<i>Anthurium</i>	sp14		AM029
	<i>Anthurium</i>	sp15		AM030
	<i>Anthurium</i>	sp16		AM031
	<i>Anthurium</i>	sp17		AM032
	<i>Anthurium</i>	sp18		AM033
	<i>Anthurium</i>	sp19		AM034
	<i>Anthurium</i>	sp2		AM035
	<i>Anthurium</i>	sp20		AM036
	<i>Anthurium</i>	sp21		AM037
	<i>Anthurium</i>	sp22		AM038
	<i>Anthurium</i>	sp3		AM039
	<i>Anthurium</i>	sp4		AM040
	<i>Anthurium</i>	sp5		AM041
	<i>Anthurium</i>	sp6		AM042
	<i>Anthurium</i>	sp7		AM043
	<i>Anthurium</i>	sp8		AM044
	<i>Anthurium</i>	sp9		AM045
	<i>Anthurium</i>	<i>trisectum</i>	Sodiro	AM046
	Araceae	1		AM048
	Araceae	2		AM049
	Araceae	3		AM050
	Araceae	4		AM051
	Araceae	5		AM052
	Araceae	6		AM053
	<i>Philodendron</i>	sp1		AM625
	<i>Philodendron</i>	sp2		AM626
	<i>Stenospermation</i>	sp1		AM750
	<i>Xanthosoma</i>	sp1		AM779
<b>Araliaceae</b>				
	Araliaceae	1		AM055
	Araliaceae	2		AM056
	Arecaceae	1		AM057
	<i>Dendropanax</i>	sp1		AM212
	<i>Dendropanax</i>	sp2		AM213
	<i>Dendropanax</i>	sp3		AM214
	<i>Oreopanax</i>	sp1		AM575
	<i>Schefflera</i>	sp1		AM719
	<i>Schefflera</i>	sp2		AM720
	<i>Schefflera</i>	sp3		AM721
	<i>Schefflera</i>	sp4		AM722
	<i>Schefflera</i>	sp5		AM723
	<i>Schefflera</i>	sp6		AM724
	<i>Schefflera</i>	sp7		AM725
	<i>Schefflera</i>	sp8		AM726

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
<b>Arecaceae</b>				
	<i>Chamaedorea</i>	<i>pinnatifrons</i>	(Jacq.) Oerst.	AM162
	<i>Chamaedorea</i>	sp1		AM163
	<i>Dictyocaryum</i>	<i>lamarckianum</i>	(Mart.) H.Wendl.	AM217
	<i>Geonoma</i>	sp1		AM275
	<i>Wettinia</i>	<i>aequatorialis</i>	R.Bernal	AM778
<b>Asclepiadiaceae</b>				
	<i>Cynanchum</i>	<i>cf ellemannii</i>	Morillo.	AM208
	Cyperaceae	1		AM209
<b>Aspleniaceae</b>				
	<i>Asplenium</i>	<i>cirrhatum</i>	Rich. Ex Willd.	AM058
	<i>Asplenium</i>	<i>serra</i>	(Langsd and Fisch)	AM059
	<i>Asplenium</i>	<i>sessilifolium</i>	Desv.	AM060
	<i>Asplenium</i>	sp1		AM061
	<i>Asplenium</i>	sp2		AM062
	<i>Asplenium</i>	sp3		AM063
	<i>Asplenium</i>	sp4		AM064
	<i>Asplenium</i>	sp5		AM065
	<i>Asplenium</i>	sp6		AM066
<b>Asteraceae</b>				
	<i>Ageratina</i>	<i>dendroides</i>	(Spreng.) R.M.King & H.Rob.	AM001
	<i>Ageratina</i>	sp1		AM002
	<i>Ageratina</i>	sp2		AM003
	Asteraceae	1		AM067
	Asteraceae	10		AM068
	Asteraceae	11		AM069
	Asteraceae	12		AM070
	Asteraceae	13		AM071
	Asteraceae	14		AM072
	Asteraceae	15		AM073
	Asteraceae	16		AM074
	Asteraceae	17		AM075
	Asteraceae	18		AM076
	Asteraceae	19		AM077
	Asteraceae	2		AM078
	Asteraceae	20		AM079
	Asteraceae	21		AM080
	Asteraceae	22		AM081
	Asteraceae	23		AM082
	Asteraceae	24		AM083
	Asteraceae	25		AM084
	Asteraceae	26		AM085
	Asteraceae	27		AM086
	Asteraceae	28		AM087
	Asteraceae	29		AM088
	Asteraceae	3		AM089
	Asteraceae	30		AM090

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	Asteraceae	31		AM091
	Asteraceae	32		AM092
	Asteraceae	4		AM093
	Asteraceae	5		AM094
	Asteraceae	6		AM095
	Asteraceae	7		AM096
	Asteraceae	8		AM097
	Asteraceae	9		AM098
	<i>Austroeupatorium</i>	<i>inulaefolium</i>	(Kunth)R.M.King & H.Rob.	AM099
	<i>Baccharis</i>	<i>genistelloides</i>	(Lam.)Pers.	AM100
	<i>Baccharis</i>	<i>latifolia</i>	(Ruiz & Pav.) Pers.	AM101
	<i>Baccharis</i>	sp1		AM102
	<i>Baccharis</i>	sp2		AM103
	<i>Baccharis</i>	sp3		AM104
	<i>Baccharis</i>	sp4		AM105
	<i>Baccharis</i>	sp5		AM106
	<i>Baccharis</i>	sp6		AM107
	<i>Baccharis</i>	sp7		AM108
	<i>Baccharis</i>	sp8		AM109
	<i>Baccharis</i>	<i>trinervis</i>	Pers.	AM110
	<i>Critoniopsis</i>	sp1		AM187
	<i>Erato</i>	<i>polymniodes</i>	DC.	AM244
	<i>Gynoxis</i>	sp1		AM292
	<i>Gynoxis</i>	sp2		AM293
	<i>Lepidaploa</i>	sp1		AM413
	<i>Lepidaploa</i>	sp2		AM414
	<i>Liabum</i>	<i>igniarium</i>	(Kunth) Less	AM415
	<i>Mikania</i>	cf <i>jamesonii</i>	BL Rob.	AM494
	<i>Mikania</i>	<i>guaco</i>	Bonpl.	AM495
	<i>Mikania</i>	<i>lanceolata</i>	Hieron.	AM496
	<i>Mikania</i>	sp1		AM497
	<i>Mikania</i>	sp10		AM498
	<i>Mikania</i>	sp11		AM499
	<i>Mikania</i>	sp12		AM500
	<i>Mikania</i>	sp13		AM501
	<i>Mikania</i>	sp14		AM502
	<i>Mikania</i>	sp15		AM503
	<i>Mikania</i>	sp16		AM504
	<i>Mikania</i>	sp17		AM505
	<i>Mikania</i>	sp18		AM506
	<i>Mikania</i>	sp19		AM507
	<i>Mikania</i>	sp2		AM508
	<i>Mikania</i>	sp20		AM509
	<i>Mikania</i>	sp21		AM510
	<i>Mikania</i>	sp22		AM511
	<i>Mikania</i>	sp3		AM512
	<i>Mikania</i>	sp4		AM513



Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Mikania</i>	sp5		AM514
	<i>Mikania</i>	sp6		AM515
	<i>Mikania</i>	sp7		AM516
	<i>Mikania</i>	sp8		AM517
	<i>Mikania</i>	sp9		AM518
	<i>Mikania</i>	<i>szyszlowiczii</i>	Hieron.	AM519
	<i>Munnozia</i>	<i>astifolia</i>	(Poepp.)H.Rob. & Brettell	AM530
	<i>Munnozia</i>	<i>senecionidis</i>	Benth.	AM531
	<i>Oligactis</i>	cf <i>coriacea</i>	(Hieron.) H.Rob. & Brettell	AM566
	<i>Pentacalia</i>	<i>riotintis</i>	(Cuatrec.) Cuatrec.	AM603
	<i>Pentacalia</i>	sp1		AM604
	<i>Piptocoma</i>	<i>discolor</i>	(Kunth) Pruski.	AM655
<b>Begoniaceae</b>				
	<i>Begonia</i>	<i>parviflora</i>	Poepp. & Endl.	AM111
	<i>Begonia</i>	sp1		AM112
	Begoniaceae	1		AM113
<b>Berberidaceae</b>				
	<i>Berberis</i>	sp1		AM114
<b>Bignoniaceae</b>				
	<i>Tabebuia</i>	<i>chrysantha</i>	(Jacq.) G. Nicholson	AM756
<b>Blechnaceae</b>				
	Blechnaceae	1		AM120
	<i>Blechnum</i>	<i>cordatum</i>	(Desv.) Hieron.	AM121
	<i>Blechnum</i>	<i>glandulosum</i>	Kaulf. ex Link	AM122
	<i>Blechnum</i>	sp1		AM123
	<i>Blechnum</i>	sp2		AM124
	<i>Blechnum</i>	sp3		AM125
	<i>Blechnum</i>	sp4		AM126
	<i>Blechnum</i>	sp5		AM127
	<i>Blechnum</i>	sp6		AM128
	<i>Blechnum</i>	sp7		AM129
	<i>Blechnum</i>	sp8		AM130
<b>Bombacaceae</b>				
	<i>Spiroteca</i>	cf <i>rimbanchi</i>	Cuatrec.	AM748
<b>Boraginaceae</b>				
	<i>Tournefortia</i>	sp1		AM762
<b>Bromeliaceae</b>				
	Bromeliaceae	1		AM141
	Bromeliaceae	2		AM142
	Bromeliaceae	3		AM143
	Bromeliaceae	4		AM144
	Bromeliaceae	5		AM145
	<i>Pitcairnia</i>	sp1		AM656
	<i>Puya</i>	sp1		AM693
<b>Campanulaceae</b>				
	<i>Centropogon</i>	sp1		AM155
	<i>Centropogon</i>	sp2		AM156

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Centropogon</i>	sp3		AM157
	<i>Centropogon</i>	sp4		AM158
	<i>Centropogon</i>	sp5		AM159
	<i>Centropogon</i>	sp6		AM160
<b>Cannaceae</b>				
	<i>Canna</i>	sp1		AM149
<b>Caprifoliaceae</b>				
	<i>Viburnum</i>	cf <i>obtectum</i>	H. Vargas (ined.)	AM768
	<i>Viburnum</i>	sp1		AM769
<b>Caryophyllaceae</b>				
	<i>Caryophyllaceae</i>	sp1		AM151
<b>Cecropiaceae</b>				
	<i>Cecropia</i>	<i>gabrielis</i>	Cuatrec.	AM152
	<i>Cecropia</i>	<i>polyphlebia</i>	Donn. Sm.	AM153
	<i>Cecropia</i>	sp1		AM154
<b>Chloranthaceae</b>				
	<i>Hedyosmum</i>	<i>anisodorum</i>	Todzia	AM294
	<i>Hedyosmum</i>	<i>scabrum</i>	(Ruiz & Pav.) Solms	AM295
	<i>Hedyosmum</i>	sp1		AM296
	<i>Hedyosmum</i>	sp2		AM297
<b>Clethraceae</b>				
	<i>Clethra</i>	<i>revoluta</i>	(Ruiz & Pav.) Spreng	AM171
<b>Clusiaceae</b>				
	<i>Clusia</i>	sp1		AM172
	<i>Clusia</i>	sp2		AM173
	<i>Clusia</i>	sp3		AM174
	<i>Clusia</i>	sp4		AM175
	<i>Clusia</i>	sp5		AM176
	<i>Clusia</i>	sp6		AM177
	<i>Clusia</i>	sp7		AM178
	<i>Clusia</i>	sp8		AM179
	<i>Garcinia</i>	sp1		AM271
	<i>Vismia</i>	<i>tomentosa</i>	Ruiz & Pav.	AM771
<b>Commelinaceae</b>				
	<i>Callisia</i>	<i>repens</i>	(Jacq.) L.	AM146
	<i>Commelina</i>	<i>diffusa</i>	Burm.f.	AM183
	<i>Commelina</i>	sp1		AM184
	<i>Commelina</i>	sp2		AM185
<b>Cucurbitaceae</b>				
	Cucurbitaceae	1		AM195
	Cucurbitaceae	2		AM196
<b>Cunnoniaceae</b>				
	<i>Weinmannia</i>	<i>auriculifera</i>	Hieron.	AM774
	<i>Weinmannia</i>	cf <i>elliptica</i>	Kunth	AM775
	<i>Weinmannia</i>	cf <i>pinnata</i>	L.	AM776
	<i>Weinmannia</i>	cf <i>spruceana</i>	L.	AM777
<b>Cyatheaceae</b>				

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Alsophila</i>	<i>engelii</i>	R. Tryon	AM010
	<i>Cyathea</i>	<i>bipinnatifida</i>	(Baker) Domin	AM197
	<i>Cyathea</i>	<i>brevistipes</i>	R.C. Moran	AM198
	<i>Cyathea</i>	<i>caracasana</i>	(Klotzsch) Domin	AM199
	<i>Cyathea</i>	<i>cf fulva</i>	Sodiro	AM200
	<i>Cyathea</i>	<i>heliophila</i>	RM Tryon	AM201
	<i>Cyathea</i>	sp1		AM202
	<i>Cyathea</i>	sp2		AM203
	<i>Cyathea</i>	sp3		AM204
<b>Cyclanthaceae</b>				
	<i>Cyclanthus</i>	sp1		AM206
<b>Cyperaceae</b>				
	<i>Carex</i>	sp1		AM150
	Cyperaceae	2		AM210
	<i>Cyperus</i>	sp1		AM211
<b>Davalliaceae</b>				
	<i>Nephrolepis</i>	<i>cordifolia</i>	(L.) C.Presl.	AM559
	<i>Nephrolepis</i>	sp1		AM560
<b>Dennstaedtiaceae</b>				
	<i>Pteridium</i>	<i>arachnoideum</i>	(Kaulf.) Maxon	AM691
<b>Dioscoreaceae</b>				
	<i>Dioscorea</i>	sp1		AM218
	<i>Dioscorea</i>	sp2		AM219
	<i>Dioscorea</i>	sp3		AM220
	<i>Dioscorea</i>	sp4		AM221
	<i>Dioscorea</i>	sp5		AM222
	<i>Dioscorea</i>	sp6		AM223
	<i>Dioscorea</i>	sp7		AM224
	Dioscoreaceae	1		AM225
	Dioscoreaceae	2		AM226
	Dioscoreaceae	3		AM227
	Dioscoreaceae	4		AM228
<b>Dryopteridaceae</b>				
	<i>Arachnoides</i>	sp1		AM054
	Dryopteridaceae	1		AM230
	<i>Elaphoglossum</i>	sp1		AM231
	<i>Elaphoglossum</i>	sp2		AM232
	<i>Elaphoglossum</i>	sp3		AM233
	<i>Elaphoglossum</i>	sp4		AM234
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>tectum</i>	(Humb.& Bonpl. ex Willd.)T.Moore	AM235
<b>Ericaceae</b>				
	Ericaceae	1		AM245
	Ericaceae	2		AM246
	Ericaceae	3		AM247
	Ericaceae	4		AM248
	Ericaceae	5		AM249
	Ericaceae	6		AM250

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	Ericaceae	7		AM251
	Ericaceae	8		AM252
	Ericaceae	9		AM253
	<i>Gaultheria</i>	<i>erecta</i>	Vent.	AM272
	<i>Sphyrospermum</i>	sp1		AM747
<b>Euphorbiaceae</b>				
	<i>Alchornea</i>	<i>glandulosa</i>	Poepp.	AM004
	<i>Alchornea</i>	<i>grandis</i>	Benth.	AM005
	<i>Alchornea</i>	<i>pearcei</i>	Britton	AM006
	<i>Alchornea</i>	sp1		AM007
	<i>Alchorneopsis</i>	<i>floribunda</i>	(Benth.) Müll. Arg.	AM008
	<i>Aparisthmium</i>	cf <i>cordatum</i>	(Juss.) Bail.	AM047
	Euphorbiaceae	1		AM257
	Euphorbiaceae	2		AM258
	Euphorbiaceae	3		AM259
	Euphorbiaceae	4		AM260
	<i>Hyeronima</i>	cf <i>asperifolia</i>	Pax & K. Hoffm.	AM303
	<i>Hyeronima</i>	<i>duquei</i>	Cuatrec.	AM304
	<i>Hyeronima</i>	<i>moritziana</i>	(Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm.	AM305
	<i>Hyeronima</i>	<i>oblonga</i>	(Tul.) Müll. Arg.	AM306
	<i>Hyeronima</i>	sp1		AM307
<b>Fabaceae</b>				
	<i>Desmodium</i>	<i>campyloclados</i>	Hemsl.	AM215
	<i>Desmodium</i>	sp1		AM216
	<i>Phaseolus</i>	sp1		AM624
<b>Gentianaceae</b>				
	<i>Macrocarpaea</i>	cf		AM421
	<i>Tapeinostemon</i>	<i>zamoranum</i>	Benth.	AM757
<b>Gesneriaceae</b>				
	<i>Besleria</i>	sp1		AM115
	<i>Besleria</i>	sp2		AM116
	<i>Besleria</i>	sp3		AM117
	<i>Columnea</i>	sp1		AM181
	<i>Columnea</i>	sp2		AM182
	<i>Drymonia</i>	<i>urceolata</i>	L. Skog & J. Clark	AM229
	Gesneriaceae	1		AM276
	Gesneriaceae	10		AM277
	Gesneriaceae	11		AM278
	Gesneriaceae	2		AM279
	Gesneriaceae	3		AM280
	Gesneriaceae	4		AM281
	Gesneriaceae	5		AM282
	Gesneriaceae	6		AM283
	Gesneriaceae	7		AM284
	Gesneriaceae	8		AM285
	Gesneriaceae	9		AM286
<b>Gleicheniaceae</b>				

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Sticherus</i>	<i>bifidus</i>	(Willd.) Ching	AM751
	<i>Sticherus</i>	<i>lanigerus</i>		AM752
<b>Grossulariaceae</b>				
	<i>Escallonia</i>	<i>paniculata</i>	(Ruiz & Pav.) Roem. & Schult.	AM255
<b>Heliconiaceae</b>				
	<i>Heliconia</i>	<i>cf scarlatina</i>	Abalo & Morales	AM298
<b>Hydrangeaceae</b>				
	<i>Hydrangea</i>	<i>macrophylla</i>	(Thunb.) DC.	AM301
<b>Indeterminada</b>				
	Indeterminada	1		AM309
	Indeterminada	10		AM310
	Indeterminada	11		AM311
	Indeterminada	12		AM312
	Indeterminada	13		AM313
	Indeterminada	14		AM314
	Indeterminada	15		AM315
	Indeterminada	16		AM316
	Indeterminada	17		AM317
	Indeterminada	18		AM318
	Indeterminada	19		AM319
	Indeterminada	2		AM320
	Indeterminada	20		AM321
	Indeterminada	21		AM322
	Indeterminada	22		AM323
	Indeterminada	23		AM324
	Indeterminada	24		AM325
	Indeterminada	25		AM326
	Indeterminada	26		AM327
	Indeterminada	27		AM328
	Indeterminada	28		AM329
	Indeterminada	29		AM330
	Indeterminada	3		AM331
	Indeterminada	30		AM332
	Indeterminada	31		AM333
	Indeterminada	32		AM334
	Indeterminada	33		AM335
	Indeterminada	34		AM336
	Indeterminada	35		AM337
	Indeterminada	36		AM338
	Indeterminada	37		AM339
	Indeterminada	38		AM340
	Indeterminada	39		AM341
	Indeterminada	4		AM342
	Indeterminada	40		AM343
	Indeterminada	41		AM344
	Indeterminada	43		AM345
	Indeterminada	44		AM346

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	Indeterminada	45		AM347
	Indeterminada	46		AM348
	Indeterminada	47		AM349
	Indeterminada	48		AM350
	Indeterminada	49		AM351
	Indeterminada	5		AM352
	Indeterminada	50		AM353
	Indeterminada	51		AM354
	Indeterminada	52		AM355
	Indeterminada	53		AM356
	Indeterminada	54		AM357
	Indeterminada	55		AM358
	Indeterminada	56		AM359
	Indeterminada	57		AM360
	Indeterminada	58		AM361
	Indeterminada	59		AM362
	Indeterminada	6		AM363
	Indeterminada	60		AM364
	Indeterminada	61		AM365
	Indeterminada	62		AM366
	Indeterminada	63		AM367
	Indeterminada	64		AM368
	Indeterminada	65		AM369
	Indeterminada	66		AM370
	Indeterminada	67		AM371
	Indeterminada	68		AM372
	Indeterminada	69		AM373
	Indeterminada	7		AM374
	Indeterminada	8		AM375
	Indeterminada	9		AM376
<b>Juglandaceae</b>				
	<i>Juglans</i>	sp1		AM389
<b>Lauraceae</b>				
	<i>Aniba</i>	sp1		AM013
	<i>Aniba</i>	sp2		AM014
	<i>Aniba</i>	sp3		AM015
	<i>Endlicheria</i>	sp1		AM237
	<i>Endlicheria</i>	sp2		AM238
	<i>Endlicheria</i>	sp3		AM239
	<i>Endlicheria</i>	sp4		AM240
	Lauraceae	1		AM393
	Lauraceae	10		AM394
	Lauraceae	11		AM395
	Lauraceae	12		AM396
	Lauraceae	13		AM397
	Lauraceae	14		AM398
	Lauraceae	15		AM399

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	Lauraceae	16		AM400
	Lauraceae	17		AM401
	Lauraceae	18		AM402
	Lauraceae	19		AM403
	Lauraceae	2		AM404
	Lauraceae	20		AM405
	Lauraceae	3		AM406
	Lauraceae	4		AM407
	Lauraceae	5		AM408
	Lauraceae	6		AM409
	Lauraceae	7		AM410
	Lauraceae	8		AM411
	Lauraceae	9		AM412
	<i>Nectandra</i>	<i>lineatifolia</i>	(Ruiz & Pav.) Mez	AM554
	<i>Nectandra</i>	sp1		AM555
	<i>Nectandra</i>	sp2		AM556
	<i>Nectandra</i>	sp3		AM557
	<i>Nectandra</i>	sp4		AM558
	<i>Ocotea</i>	sp1		AM563
	<i>Ocotea</i>	sp2		AM564
	<i>Ocotea</i>	sp3		AM565
	<i>Persea</i>	<i>cf caerulea</i>	(Ruiz & Pavon) Mez	AM622
	<i>Persea</i>	sp1		AM623
<b>Lobeliaceae</b>				
	<i>Siphocampylus</i>	<i>scandens</i>	(H.B.K.) G. Don.	AM734
<b>Lophosoriaceae</b>				
	<i>Lophosoria</i>	<i>cuadripinata</i>	(J.F. Gmel.) C. Chr.	AM416
<b>Lycopodiaceae</b>				
	<i>Lycopodium</i>	<i>clavatum</i>	L.	AM418
	<i>Lycopodium</i>	<i>complanatum</i>	L.	AM419
	<i>Lycopodium</i>	sp1		AM420
<b>Malpighiaceae</b>				
	<i>Stigmaphyllon</i>	<i>sarmentosum</i>	Cuatrec.	AM753
	<i>Stigmaphyllon</i>	sp1		AM754
	<i>Stigmaphyllon</i>	sp2		AM755
<b>Malvaceae</b>				
	<i>Sida</i>	<i>rhombifolia</i>	L.	AM731
<b>Melastomataceae</b>				
	<i>Blakea</i>	sp1		AM118
	<i>Blakea</i>	sp2		AM119
	<i>Brachyotum</i>	<i>confertum</i>	(Bonpl.) Triana	AM140
	<i>Graffenrieda</i>	<i>emarginata</i>	(Ruiz. & Pav.) Triana	AM288
	Melastomataceae	1		AM425
	Melastomataceae	10		AM426
	Melastomataceae	11		AM427
	Melastomataceae	12		AM428
	Melastomataceae	13		AM429

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	Melastomataceae	14		AM430
	Melastomataceae	15		AM431
	Melastomataceae	16		AM432
	Melastomataceae	17		AM433
	Melastomataceae	18		AM434
	Melastomataceae	19		AM435
	Melastomataceae	2		AM436
	Melastomataceae	20		AM437
	Melastomataceae	21		AM438
	Melastomataceae	22		AM439
	Melastomataceae	23		AM440
	Melastomataceae	24		AM441
	Melastomataceae	25		AM442
	Melastomataceae	26		AM443
	Melastomataceae	27		AM444
	Melastomataceae	28		AM445
	Melastomataceae	29		AM446
	Melastomataceae	3		AM447
	Melastomataceae	30		AM448
	Melastomataceae	31		AM449
	Melastomataceae	32		AM450
	Melastomataceae	33		AM451
	Melastomataceae	34		AM452
	Melastomataceae	35		AM453
	Melastomataceae	36		AM454
	Melastomataceae	37		AM455
	Melastomataceae	38		AM456
	Melastomataceae	39		AM457
	Melastomataceae	4		AM458
	Melastomataceae	40		AM459
	Melastomataceae	41		AM460
	Melastomataceae	42		AM461
	Melastomataceae	43		AM462
	Melastomataceae	44		AM463
	Melastomataceae	45		AM464
	Melastomataceae	46		AM465
	Melastomataceae	47		AM466
	Melastomataceae	48		AM467
	Melastomataceae	49		AM468
	Melastomataceae	5		AM469
	Melastomataceae	50		AM470
	Melastomataceae	6		AM471
	Melastomataceae	7		AM472
	Melastomataceae	8		AM473
	Melastomataceae	9		AM474
	<i>Miconia</i>	<i>cf callophyla</i>	Triana	AM479
	<i>Miconia</i>	<i>cf theaezans</i>	(Bonpl.) Cogn.	AM480



Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Miconia</i>	<i>penningtonii</i>	Wurdack	AM481
	<i>Miconia</i>	<i>punctata</i>	(Desr.) D.Don ex DC.	AM482
	<i>Miconia</i>	sp1		AM483
	<i>Miconia</i>	sp10		AM484
	<i>Miconia</i>	sp2		AM485
	<i>Miconia</i>	sp3		AM486
	<i>Miconia</i>	sp4		AM487
	<i>Miconia</i>	sp5		AM488
	<i>Miconia</i>	sp6		AM489
	<i>Miconia</i>	sp7		AM490
	<i>Miconia</i>	sp8		AM491
	<i>Miconia</i>	sp9		AM492
	<i>Monochaetum</i>	<i>lineatum</i>	(D.Don) Naudin	AM527
	<i>Tibouchina</i>	<i>laxa</i>	(Desr.) Cogn.	AM760
	<i>Tibouchina</i>	<i>lepidota</i>	(Bonpl.) Baill.	AM761
<b>Meliaceae</b>				
	<i>Guarea</i>	sp1		AM289
	Meliaceae	1		AM475
	<i>Ruagea</i>	<i>pubescens</i>	H.Karst.	AM700
	<i>Trichilia</i>	sp1		AM763
<b>Mimosaceae</b>				
	<i>Inga</i>	cf <i>acreana</i>	Harms	AM377
	<i>Inga</i>	cf <i>striata</i>	Benth.	AM378
	<i>Inga</i>	sp1		AM379
	<i>Inga</i>	sp2		AM380
	<i>Inga</i>	sp3		AM381
	<i>Inga</i>	sp4		AM382
	<i>Inga</i>	sp5		AM383
	<i>Inga</i>	sp6		AM384
	<i>Inga</i>	sp7		AM385
	<i>Inga</i>	sp8		AM386
	<i>Inga</i>	sp9		AM387
<b>Monimiaceae</b>				
	<i>Siparuna</i>	<i>aspera</i>	(Ruiz & Pav.) A.DC.	AM732
	<i>Siparuna</i>	sp1		AM733
<b>Moraceae</b>				
	<i>Ficus</i>	sp1		AM263
	<i>Ficus</i>	sp2		AM264
	<i>Ficus</i>	sp3		AM265
	<i>Ficus</i>	sp4		AM266
	<i>Morus</i>	<i>insignis</i>	Bureau	AM528
	<i>Naucleopsis</i>	<i>glabra</i>	Spruce ex Pittier	AM553
<b>Myricaceae</b>				
	<i>Myrica</i>	<i>pubescens</i>	Humb. & Bonpl. Ex Willd.	AM532
<b>Myristicaceae</b>				
	Myristicaceae	1		AM533
<b>Myrsinaceae</b>				

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Cybianthus</i>	<i>pastensis</i>	(Mez) G. Agostini	AM205
	<i>Geissanthus</i>	sp1		AM273
	<i>Geissanthus</i>	sp2		AM274
	Myrsinaceae	1		AM534
	Myrsinaceae	2		AM535
	Myrsinaceae	3		AM536
	<i>Myrsine</i>	<i>coriacea</i>	(Sw.) R. Br.ex Roem. & Schult.	AM537
<b>Myrtaceae</b>				
	<i>Calyptrantes</i>	sp1		AM147
	<i>Eugenia</i>	sp1		AM256
	Myrtaceae	1		AM538
	Myrtaceae	10		AM539
	Myrtaceae	11		AM540
	Myrtaceae	12		AM541
	Myrtaceae	13		AM542
	Myrtaceae	14		AM543
	Myrtaceae	15		AM544
	Myrtaceae	2		AM545
	Myrtaceae	3		AM546
	Myrtaceae	4		AM547
	Myrtaceae	5		AM548
	Myrtaceae	6		AM549
	Myrtaceae	7		AM550
	Myrtaceae	8		AM551
	Myrtaceae	9		AM552
<b>Ochnaceae</b>				
	Ochnaceae	1		AM562
<b>Onagraceae</b>				
	<i>Fuchsia</i>	<i>lehmannii</i>	Munz	AM268
	<i>Fuchsia</i>	sp1		AM269
<b>Orchidaceae</b>				
	<i>Cyclopogon</i>	sp1		AM207
	<i>Encyclia</i>	<i>cf vespa</i>	(Vell.) Dressler	AM236
	<i>Epidendrum</i>	<i>lacustre</i>	Lindl.	AM241
	<i>Epidendrum</i>	sp1		AM242
	<i>Epidendrum</i>	sp2		AM243
	<i>Govenia</i>	<i>tingens</i>	Poepp. & Endl.	AM287
	<i>Lycaste</i>	sp1		AM417
	<i>Malaxis</i>	sp1		AM422
	Orchidaceae	1		AM567
	Orchidaceae	2		AM568
	Orchidaceae	3		AM569
	Orchidaceae	4		AM570
	Orchidaceae	5		AM571
	Orchidaceae	6		AM572
	Orchidaceae	7		AM573
	Orchidaceae	8		AM574

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Sobralia</i>	sp1		AM738
<b>Oxalidaceae</b>				
	Oxalidaceae	1		AM576
<b>Passifloraceae</b>				
	<i>Passiflora</i>	<i>macrophylla</i>	Spruce ex Mast.	AM591
	<i>Passiflora</i>	sp1		AM592
	<i>Passiflora</i>	sp2		AM593
	<i>Passiflora</i>	sp3		AM594
	<i>Passiflora</i>	sp4		AM595
	<i>Passiflora</i>	sp5		AM596
	<i>Passiflora</i>	sp6		AM597
	<i>Passiflora</i>	sp7		AM598
	<i>Passiflora</i>	sp8		AM599
	<i>Passiflora</i>	sp9		AM600
<b>Piperaceae</b>				
	<i>Peperomia</i>	<i>cf ecuadorensis</i>	C. DC.	AM605
	<i>Peperomia</i>	<i>obtusifolia</i>	(L.) A. Diert.	AM606
	<i>Peperomia</i>	<i>optusa</i>		AM607
	<i>Peperomia</i>	sp1		AM608
	<i>Peperomia</i>	sp10		AM609
	<i>Peperomia</i>	sp11		AM610
	<i>Peperomia</i>	sp12		AM611
	<i>Peperomia</i>	sp13		AM612
	<i>Peperomia</i>	sp14		AM613
	<i>Peperomia</i>	sp2		AM614
	<i>Peperomia</i>	sp3		AM615
	<i>Peperomia</i>	sp4		AM616
	<i>Peperomia</i>	sp5		AM617
	<i>Peperomia</i>	sp6		AM618
	<i>Peperomia</i>	sp7		AM619
	<i>Peperomia</i>	sp8		AM620
	<i>Peperomia</i>	sp9		AM621
	<i>Piper</i>	<i>cf andreanum</i>	C. DC.	AM630
	<i>Piper</i>	<i>cf marequitense</i>	C. DC.	AM631
	<i>Piper</i>	<i>cf seminervosum</i>	(Trel.) Ynk.	AM632
	<i>Piper</i>	<i>parareolatum</i>	C. DC.	AM633
	<i>Piper</i>	sp1		AM634
	<i>Piper</i>	sp10		AM635
	<i>Piper</i>	sp11		AM636
	<i>Piper</i>	sp12		AM637
	<i>Piper</i>	sp13		AM638
	<i>Piper</i>	sp14		AM639
	<i>Piper</i>	sp15		AM640
	<i>Piper</i>	sp16		AM641
	<i>Piper</i>	sp17		AM642
	<i>Piper</i>	sp18		AM643
	<i>Piper</i>	sp19		AM644

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Piper</i>	sp2		AM645
	<i>Piper</i>	sp20		AM646
	<i>Piper</i>	sp21		AM647
	<i>Piper</i>	sp3		AM648
	<i>Piper</i>	sp4		AM649
	<i>Piper</i>	sp5		AM650
	<i>Piper</i>	sp6		AM651
	<i>Piper</i>	sp7		AM652
	<i>Piper</i>	sp8		AM653
	<i>Piper</i>	sp9		AM654
<b>Poaceae</b>				
	<i>Chusquea</i>	sp1		AM164
	<i>Chusquea</i>	sp2		AM165
	<i>Cortaderia</i>	<i>jubata</i>	(Lemoine ex. Carriere) Stapf.	AM186
	<i>Lasiacis</i>	<i>divaricata</i>	(L.) Hitchc	AM392
	<i>Melinis</i>	<i>minutiflora</i>	Beauv.	AM476
	<i>Panicum</i>	sp1		AM588
	<i>Panicum</i>	sp2		AM589
	<i>Panicum</i>	sp3		AM590
	<i>Pennisetum</i>	<i>latifolium</i>	Spreng.	AM602
	Poaceae	1		AM659
	Poaceae	10		AM660
	Poaceae	11		AM661
	Poaceae	12		AM662
	Poaceae	13		AM663
	Poaceae	14		AM664
	Poaceae	2		AM665
	Poaceae	3		AM666
	Poaceae	4		AM667
	Poaceae	5		AM668
	Poaceae	6		AM669
	Poaceae	7		AM670
	Poaceae	8		AM671
	Poaceae	9		AM672
	<i>Rhipidocladum</i>	sp1		AM697
	<i>Setaria</i>	sp1		AM729
	<i>Setaria</i>	<i>sphacelata</i>	(Schumach.) Stapf & C. E. Hubb.	AM730
<b>Podocarpaceae</b>				
	<i>Podocarpus</i>	<i>oleifolius</i>	D. Don ex Lamb.	AM673
<b>Polygalaceae</b>				
	<i>Monnina</i>	sp1		AM520
	<i>Monnina</i>	sp2		AM521
	<i>Monnina</i>	sp3		AM522
	<i>Monnina</i>	sp4		AM523
	<i>Monnina</i>	sp5		AM524
	<i>Monnina</i>	sp6		AM525
	<i>Monnina</i>	sp7		AM526

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
<b>Polygonaceae</b>				
	<i>Muehlenbeckia</i>	<i>tamniifolia</i>	(Kunth) Meisn.	AM529
<b>Polypodiaceae</b>				
	<i>Campyloneurum</i>	sp1		AM148
	<i>Niphidium</i>	<i>crassifolium</i>	(L.) Lellinger	AM561
	<i>Pleopeltis</i>	cf <i>macrocarpa</i>	(Bory ex Willd.) Kaulf.	AM657
	<i>Pleopeltis</i>	sp1		AM658
	Polypodiaceae	1		AM674
	<i>Polypodium</i>	cf <i>bolivianum</i>	Rosents.	AM675
	<i>Polypodium</i>	<i>levigatum</i>	Cav.	AM676
	<i>Polypodium</i>	<i>sessilifolium</i>	Desv.	AM677
	<i>Polypodium</i>	sp1		AM678
	<i>Polypodium</i>	sp2		AM679
	<i>Polypodium</i>	sp3		AM680
	<i>Polypodium</i>	sp4		AM681
	<i>Polypodium</i>	sp5		AM682
<b>Proteaceae</b>				
	<i>Roupala</i>	sp1		AM699
<b>Pteridaceae</b>				
	<i>Eriosurus</i>	sp1		AM254
	<i>Pteris</i>	cf <i>polita</i>	Link	AM692
<b>Quiinaceae</b>				
	<i>Quiina</i>	sp1		AM694
<b>Rhamnaceae</b>				
	<i>Rhamnus</i>	<i>granulosa</i>	(Ruiz & Pav.) Weberb. ex M.C. Johnst.	AM696
<b>Rosaceae</b>				
	<i>Hesperomeles</i>	sp1		AM300
	<i>Prunus</i>	sp1		AM683
	<i>Prunus</i>	sp2		AM684
	<i>Prunus</i>	sp3		AM685
	<i>Prunus</i>	sp4		AM686
	<i>Prunus</i>	sp5		AM687
	<i>Rosa</i>	sp1		AM698
	<i>Rubus</i>	<i>floribundus</i>	Kunth in H.B.K.	AM709
	<i>Rubus</i>	<i>niveus</i>	Thunb.	AM710
	<i>Rubus</i>	sp1		AM711
<b>Rubiaceae</b>				
	<i>Coccocypselum</i>	sp1		AM180
	<i>Faramea</i>	<i>glandulosa</i>	Poepp. & Endl.	AM261
	<i>Faramea</i>	<i>uniflora</i>	Dwer & M.V. Hayden	AM262
	<i>Galium</i>	<i>hypocarpium</i>	(L.) Endl. ex Griseb.	AM270
	<i>Isertia</i>	<i>laevis</i>	(Triana) B.M. Boom	AM388
	<i>Ladenbergia</i>	cf <i>oblonguifolia</i>	(Humb. ex Mutis) L. Anderson	AM390
	<i>Manettia</i>	sp1		AM423
	<i>Palicourea</i>	<i>angustifolia</i>	Kunth	AM577
	<i>Palicourea</i>	<i>luteonivea</i>	C. M. Taylor	AM578
	<i>Palicourea</i>	<i>ovalis</i>	Standl.	AM579

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Palicourea</i>	sp1		AM580
	<i>Palicourea</i>	sp2		AM581
	<i>Palicourea</i>	sp3		AM582
	<i>Palicourea</i>	sp4		AM583
	<i>Palicourea</i>	sp5		AM584
	<i>Palicourea</i>	sp6		AM585
	<i>Palicourea</i>	sp7		AM586
	<i>Palicourea</i>	<i>subtomentosa</i>	(Ruiz & Pav.) C.M.Taylor.	AM587
	<i>Psychotria</i>	<i>brachiata</i>	Sw.	AM688
	<i>Psychotria</i>	sp1		AM689
	<i>Psychotria</i>	<i>tintorea</i>	Ruiz & Pav.	AM690
	Rubiaceae	1		AM701
	Rubiaceae	2		AM702
	Rubiaceae	3		AM703
	Rubiaceae	4		AM704
	Rubiaceae	5		AM705
	Rubiaceae	6		AM706
	Rubiaceae	7		AM707
	Rubiaceae	8		AM708
	<i>Rudegea</i>	sp1		AM712
	<i>Sabicea</i>	sp1		AM713
	<i>Schradera</i>	sp1		AM727
	<i>Spermacoce</i>	<i>assurgens</i>	Ruiz & Pavon	AM746
<b>Sabiaceae</b>				
	<i>Meliosma</i>	sp1		AM477
<b>Sapindaceae</b>				
	<i>Allophylus</i>	<i>cf floribundus</i>	(Poepp.) Radlk.	AM009
	<i>Matayba</i>	<i>inelegans</i>	Spruce ex Radlk.	AM424
	<i>Paullinia</i>	sp1		AM601
	Sapindaceae	1		AM714
<b>Sapotaceae</b>				
	<i>Crysophyllum</i>	sp1		AM188
	<i>Micropholis</i>	<i>guyanensis</i>	(A.DC.) Pierre	AM493
	Sapotaceae	1		AM715
	Sapotaceae	2		AM716
	Sapotaceae	3		AM717
<b>Scrophulariaceae</b>				
	<i>Stemodia</i>	<i>suffruticosa</i>	Kunth	AM749
<b>Selaginellaceae</b>				
	<i>Selaginella</i>	sp1		AM728
<b>Smilacaceae</b>				
	<i>Smilax</i>	<i>mollis</i>	Humb.et Bonpl. ex Willd.	AM735
	<i>Smilax</i>	sp1		AM736
	<i>Smilax</i>	sp2		AM737
<b>Solanaceae</b>				
	<i>Cestrum</i>	sp1		AM161
	<i>Cuatresia</i>	sp1		AM189

Familie	Gattung	Art	Autor	Nr.
	<i>Cuatresia</i>	sp2		AM190
	<i>Cuatresia</i>	sp3		AM191
	<i>Cuatresia</i>	sp4		AM192
	<i>Cuatresia</i>	sp5		AM193
	<i>Cuatresia</i>	sp6		AM194
	<i>Larnax</i>	<i>peruviana</i>	(Zahlbr.) Hunz.	AM391
	<i>Physalis</i>	sp1		AM627
	Solanaceae	1		AM739
	Solanaceae	2		AM740
	Solanaceae	3		AM741
	<i>Solanum</i>	<i>quitoense</i>	Lam.	AM742
	<i>Solanum</i>	sp1		AM743
	<i>Solanum</i>	sp2		AM744
	<i>Solanum</i>	sp3		AM745
<b>Staphyleaceae</b>				
	<i>Turpinia</i>	<i>occidentalis</i>	(Sw.) G. Don	AM765
<b>Theaceae</b>				
	<i>Freziera</i>	sp1		AM267
	<i>Ternstroemia</i>	sp1		AM759
<b>Tiliaceae</b>				
	<i>Heliocarpus</i>	<i>americanus</i>	L.	AM299
	<i>Triumfetta</i>	<i>bogotensis</i>	DC.	AM764
<b>Urticaceae</b>				
	<i>Boehmeria</i>	<i>aspera</i>	Wedd.	AM131
	<i>Pilea</i>	sp1		AM628
	<i>Pilea</i>	sp2		AM629
<b>Valerianaceae</b>				
	<i>Valeriana</i>	<i>clematitis</i>	Kunth.	AM766
	<i>Valeriana</i>	<i>laurifolia</i>	Kunth.	AM767
<b>Violaceae</b>				
	<i>Viola</i>	<i>arguta</i>	Willd.ex Roem and Schutt.	AM770
<b>Vitaceae</b>				
	<i>Cissus</i>	sp1		AM166
	<i>Cissus</i>	sp2		AM167
	<i>Cissus</i>	sp3		AM168
	<i>Cissus</i>	sp4		AM169
	<i>Cissus</i>	sp5		AM170
<b>Vittareaceae</b>				
	<i>Vittaria</i>	sp1		AM772
<b>Vochisiaceae</b>				
	Vochisiaceae	1		AM773
<b>Zingiberaceae</b>				
	<i>Renealmia</i>	sp1		AM695

---

## **Erklärung**

Ich erkläre hiermit, dass ich diese Arbeit selbst angefertigt und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe.

Bayreuth, den .....